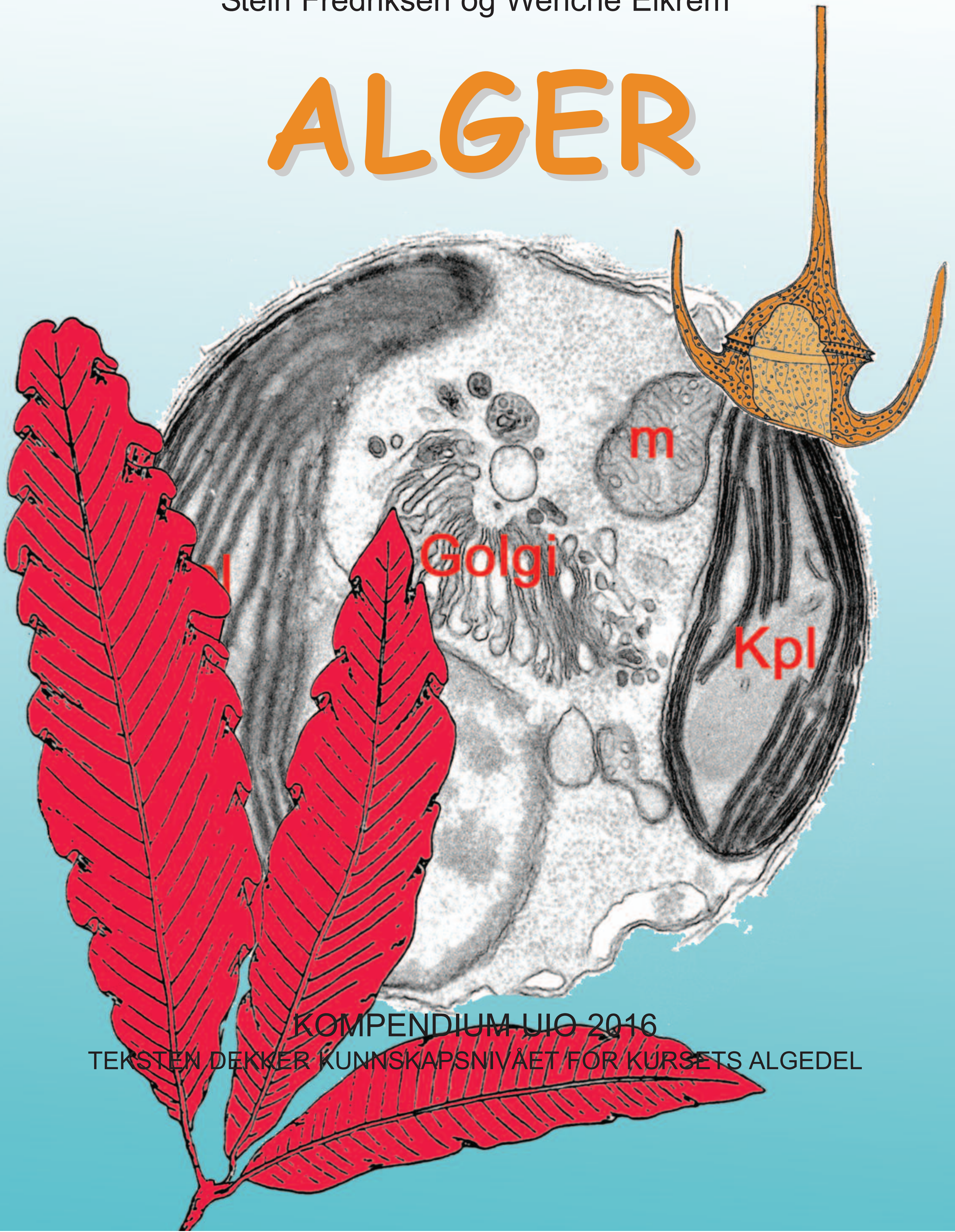
BIO1200 - BIOLOGISK MANGFOLD

Jahn Throndsen, Jan Rueness
Stein Fredriksen og Wenche Eikrem

ALGER



KOMPENDIUM UIO 2016

TEKSTEN DEKKER KUNNSKAPSNIVÅET FOR KURSETS ALGEDEL

FORORD

Dette kompendiet er laget for å gi en moderne og mer dekkende oversikt enn de generelle lærebøkene gir over alger, de organismene som er ansvarlig for omkring 40% av primærproduksjonen i verden. Men de er ikke bare fotosyntetisk autotrofe, mange av artene er mixotrofe og også en del heterotrofe former hører fylogenetiske hjemme blant algene. Diversiteten og artsmangfoldet er stort og vi kan bare ta for oss et lite utvalg. Dette utvalget vil likevel demonstrere flere økologisk viktige grupper selv om mer spesielle organismesamfunn bare kan nevnes såvidt (f.eks. symbiontiske alger i revbyggende koraller).

Alger som begrep er kjent siden Aristoteles' tid, og geologene kan fortelle at det finnes spor av dem tilbake til prekambrium. I likhet med andre organismegrupper har artene kommet og forsvunnet, men flere nålevende former kan spores millioner av år tilbake som fossiler.

Hovedtrekkene i utviklingen har vært forsøkt bygget inn i systematikken som nå omfatter mellom 8 og flere enn 10 phyla, avhengig av hvilke kriterier som legges til grunn. Det foregår til enhver tid korrigering av algesystematikken, men de store trekkene slik vi kjenner dem fra pigmentsammensetning og finstrukturell oppbygning blir i stor utstrekning bekreftet ved molekylærbiologiske undersøkelser.

Fylogenetisk er tidspunktene for når de enkelte algegrupper fikk sine endosymbionter vanskelig å påvise geologisk, men ved molekylærbiologiske beregninger (molecular clock) har man fått indikasjoner på når de enkelte endosymbiontiske forhold ble etablert. Beregningsmåtene er foreløpig usikre, og mange forhold har blitt etablert flere ganger.

I sidene som følger vil vi presentere algene (*sensu lato*, i vid forstand) fra de prokaryote blågrønnbakteriene frem til kransalgene som står nær den neste organismegruppen som skal behandles på kurset, mosene.

Kompendiet er ment som en støtte til forelesningene som vil forklare begreper og utdype de enkelte klassenes biologi.

Rent praktisk: latinske slekts- og artsnavn og noen faste latinske begreper er kursivert, rammeverket har fete typer, og spesielle ord og uttrykk står med SMÅ KAPITÉLER.

Blindern januar 2004, 2005, 2006, 2007, 2008, 2012, 2014, 2015, 2016

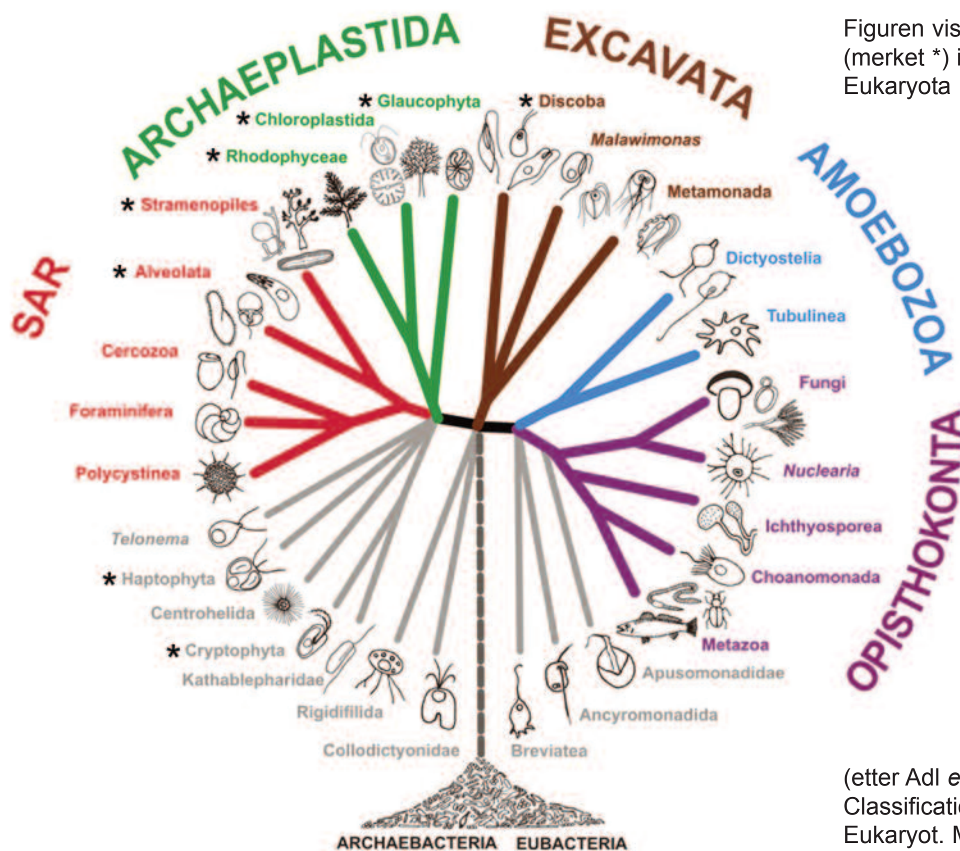
Stein Fredriksen   Jan Rueness   Jahn Throndsen   Wenche Eikrem

INNHOLD

Hva er alger? - algenes egenart og mangfold

Alger kan defineres i forhold til den funksjon de har i naturen, og de kan defineres fylogenetisk. Det vil si etter algenes systematiske plassering og deres slektskapsforhold til andre organismegrupper.
Funksjonelt har algene i likhet med grønne planter og cyanobakterier en fotosyntese der klorofyll *a* er det viktigste fotosyntesepigmentet. Gjennom fotosyntesen bygges det opp organiske stoffer med utgangspunkt i vann, karbondioksid og lysenergi, og det frigjøres oksygen. Dette funksjonelle fellestrekk som primærprodusenter er en grunn til at algene tradisjonelt har vært regnet med til planteriket. Alger har stort sett akvatisk levevis, men forekommer også på jord og fjell og i symbiose med andre organismer. Vann dekker over 70 % av klodens overflate, og ca 40 % av primærproduksjonen kommer fra alger. Alger er derved utgangspunkt for næringsnett som leder opp til de høstbare ressurser i det akvatiske miljø. I de åpne havområder er fytoplankton (planteplankton) enerådende, mens i de nære kystområder er makroalgene de største bidragsytere til primærproduksjonen. Tang- og tarevegetasjonen skaper dessuten et 3-dimensjonalt habitat for en rik fauna og flora. Morfologisk varierer algene fra encellete, ofte planktoniske former ned til få mikrometer i diameter, til store, bentiske tareplanter som kan bli 50 m lange.

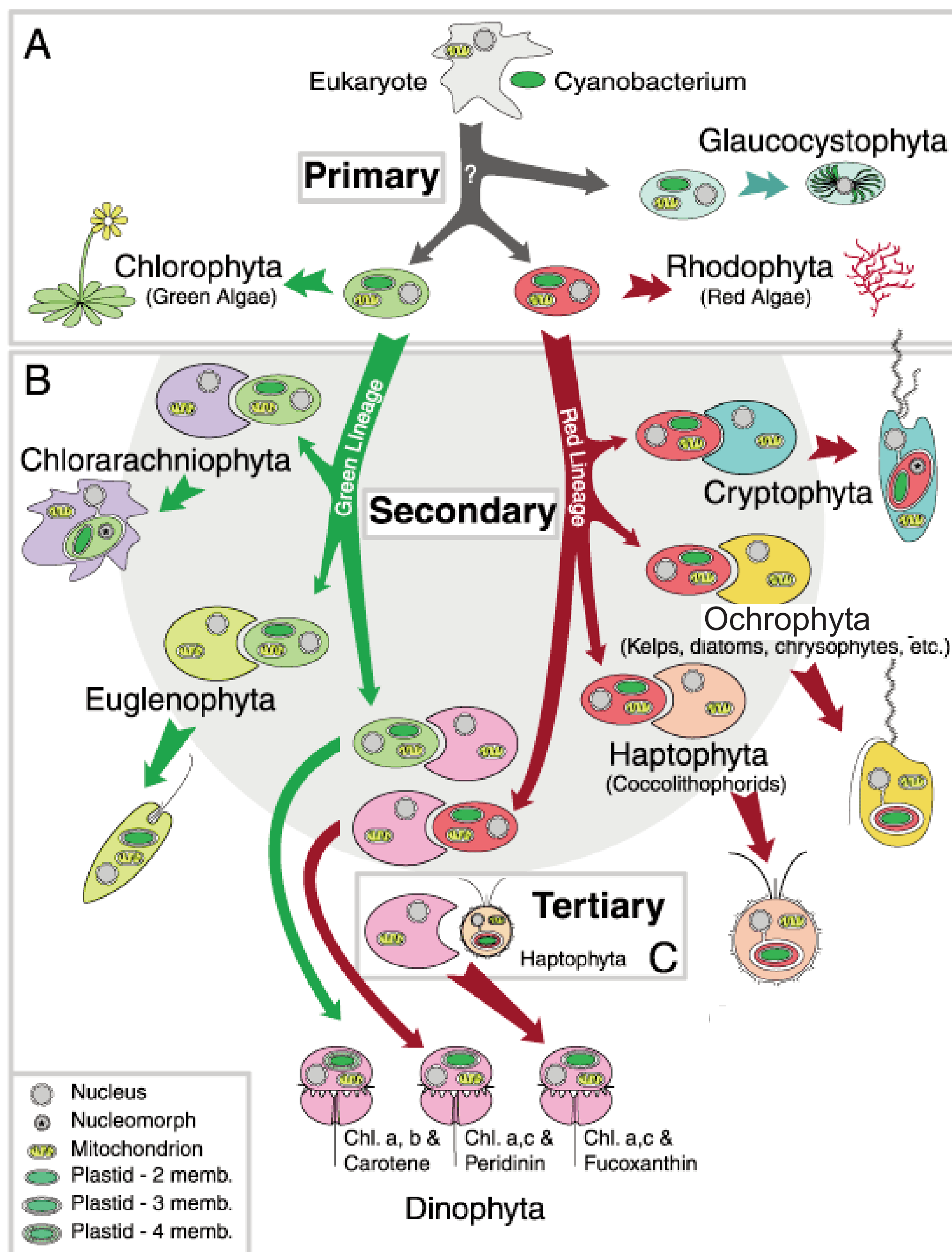
Fylogenetisk utgjør algene en meget heterogen gruppe av organismer. I eldre lærebøker, der en fulgte 5-rikesystemet etter Whittaker (1. Monera = bakterier, 2. Protista, 3. Plantae, 4. Fungi og 5. Animalia) ble algene plassert i riket Protista (Protoctista), og de store tang og tareartene ble betegnet "planteliknende protister". Men protistriket var et kunstig rike som kom til å inneholde vidt atskilte utviklingslinjer av encellete dyr, alger og enkelte soppliknende organismer. I dagens biologiske systematikk er det ingen konsensus om hvor mange riker (eller supergrupper) det kan stilles opp. Noen opererer med 12 Riker, andre (som Cavalier-Smith 2004) mener alle levende organismer kan innordnes i 6 Riker fordelt på de to Domener Prokaryota og Eukaryota. Algene fordeler seg på flere av rikene innen Eukaryota, og innen Prokaryota står Cyanobakterier i en særstilling ved å ha fotosyntesepigmenter og fotosyntese som alger og planter, og er derfor funksjonelt og økologisk å betrakte som alger (blågrønnalger). Men systematisk sett er de bakterier.



Figuren viser plasseringen av alger (merket *) innenfor supergruppene i Eukaryota

(etter Adl *et al*. 2012. The Revised Classification of Eukaryotes. J. Eukaryot. Microbiol., 59(5):429–493

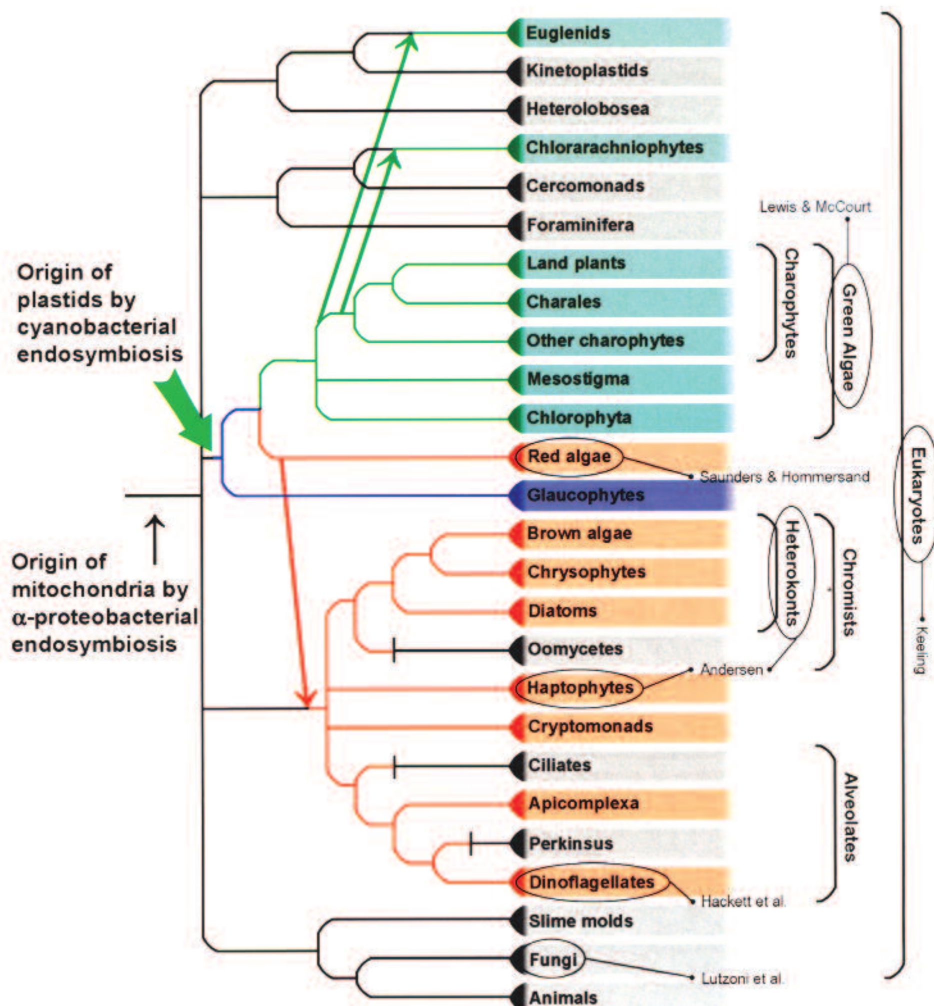
Algenes og plantenes utviklingshistorie kan bare forstås i lys av endosymbioseteorien. Denne forklarer at algenes og plantenes kloroplaster (= plastider med fotosyntesepigmenter) har oppstått ved symbiose mellom en cyanobakterie og en opprinnelig heterotrof, eukaryot organisme. Tilsvarende har mitokondrier oppstått gjennom endosymbiose med en α-proteobakterie. Hypotesen om at kloroplaster har oppstått ved endosymbiose ble lansert allerede for 100 år siden (Mereschkowsky 1905), men ble hentet fram igjen for ca 30 år siden, og er nå nærmest bevist gjennom molekylærgenetiske og biokjemiske analyser samt detaljerte undersøkelser av kloroplastenes finstruktur. Forholdene kompliseres ved at noen algegruppers kloroplaster har oppstått ved sekundær (og tertiær) endosymbiose. Da har en opprinnelig heterotrof organisme tatt opp i seg en encellet alge (rødalge eller grønnalge) som gradvis er blitt til organell i vertcellen. Algens autonomi er blitt sterkt redusert gjennom tap av gener og overføring av gener til vertcellens kjerne. Hos to av algegruppene som har kloroplaster oppstått gjennom sekundær endosymbiose (Cryptophyta, Chlorarachniophyta), kan en fortsatt finne en rest av algens opprinnelige cellekjerne (nukleomorf). Hos andre grupper med sekundære kloroplaster (Ochrophyta, Haptophyta, Euglenophyta o.fl.), er den opprinnelige cellekjernen helt borte.



Modified from Delwiche, C.F. 1999. Tracing the thread of plastid diversity through the tapestry of life. Am. Nat. 154:S164-S177.

Det er også viktig å være oppmerksom på at kloroplaster og mitochondrier sekundært kan ha gått tapt under utviklingens gang, og hos noen er plastidenes pigmenter tilbakedannet (for eksempel innen Apicomplexa som bl.a. inneholder malariaparasitten *Plasmodium*).
Spørsmålet om primære kloroplaster har oppstått en eller flere ganger i utviklingshistorien har vært mye diskutert. Den rådende oppfatningen i dag er at primære kloroplaster (som hos rødalger, grønnalger/planter og glaucofytter), kan tilbakeføres til en enkelt endosymbiose-begivenhet som kan ha funnet sted for inntil 1600 millioner år siden. Av de tre algegruppene som har kloroplaster oppstått gjennom primær endosymbiose, var Glaucophyta den første som skilte seg ut i en separat utviklingslinje. I dag har disse algene mest teoretisk interesse. Glaucophyta omfatter i alt bare 14 arter av encellete flagellater som forekommer i ferskvann. Kloroplastene har pigmenter som cyanobakterier (klorofyll a og fykobiliner), og spesielt interessant er det at det kan påvises rester av peptidoglycan (murein) mellom de to kloroplastmembranene. Dette er et kjennetegn på cyanobakterienes cellevegg. Glaucophyta blir ikke nærmere behandlet i dette kompendiet.

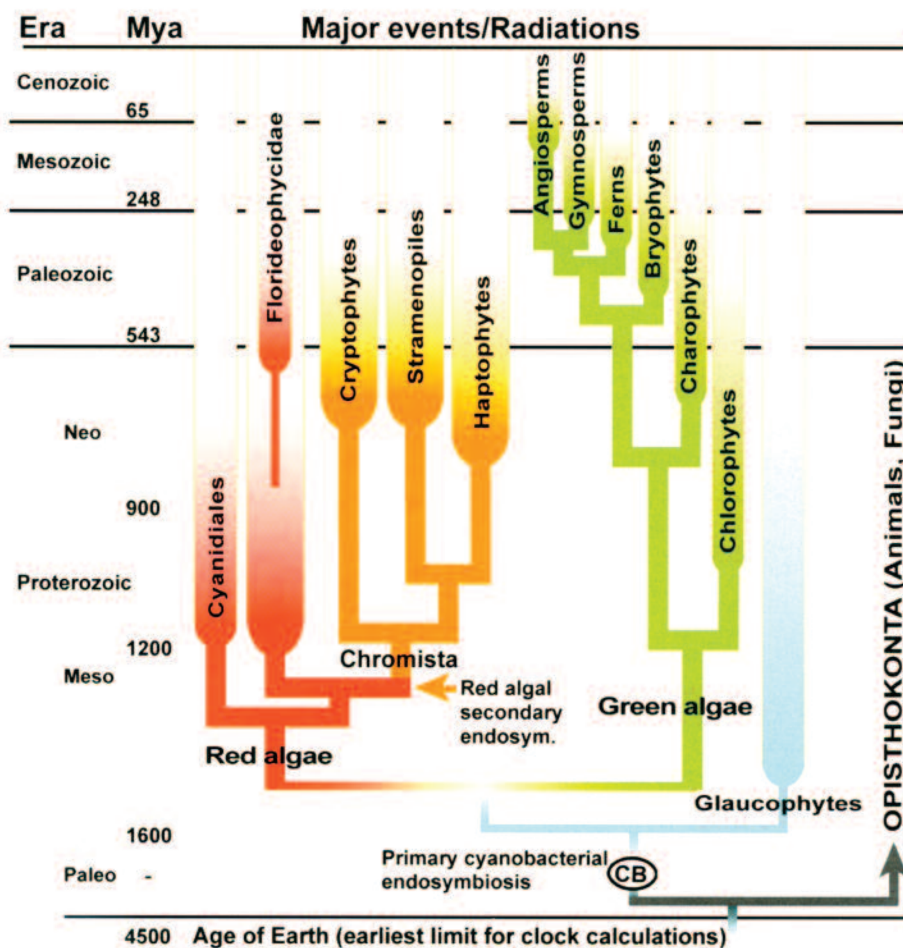
Rødalger (Rhodophyta) og grønnalger (Chlorophyta) har en felles opprinnelse (monofyletisk), men danner tidlig separate utviklingslinjer til meget diverse grupper som forekommer i hav og ferskvann, og som omfatter både encellete og makroskopiske former. Begge grupper har kloroplaster omgitt av to membraner (som typisk for kloroplaster oppstått ved primær endosymbiose). Rødalgene har de samme fotosyntesepigmenter som cyanobakterier (klorofyll *a* og fykobiliner), mens grønnalgene har både klorofyll *a* og klorofyll *b*, men mangler fykobiliner. Begge grupper er kjent fra fossilt materiale som er ca 1500 millioner år gammelt.



Figuren viser fylogenetiske sammenhenger mellom hovedgruppene av eukaryote organismer. Fargene skiller mellom de tre linjene med primære plastider (her kalt Primoplantae), og viser også grupper med sekundære plastider fra henholdsvis rød- og grønnalger. De 3 vertikale sorte strekene indikerer antatt tap av kloroplaster. Personnavnene henviser til spesialartikler (etter Palmer *et al.* 2004 American Journal of Botany 91).

Andre eukaryote organismer med kloroplaster har fått sine kloroplaster gjennom sekundær endosymbiose. Da har en opprinnelig heterotrof organisme enten tatt opp i seg en encellet rødalge som er blitt til kloroplast (bør da egentlig hete rhodoplast), eller i andre tilfeller en encellet grønnalge. De sekundære kloroplastene er vanligvis omgitt av fire membraner (i noen tilfeller tre, se senere). Eksempler på tertiær endosymbiose er kjent fra noen dinoflagellater der kloroplasten har oppstått ved endosymbiose av en alge med sekundære kloroplaster, for eksempel en haptophycé (svepeflagellat).

Cyanobakterier er de eldste organismer med fotosyntese, og er funnet i fossilt materiale som er ca. 3000 millioner år gammelt. I en periode på mer enn en milliard år var de dominerende på kloden, og fotosyntesen førte gradvis til en oksygenholdig atmosfære. Algenes utvikinglinjer kan trekkes tilbake minst 1500 millioner år, men fossilt materiale er meget sparsomt. Figuren nedenfor er fremkommet ved å bruke en metode som er basert på estimater av evolusjons-rater (molekylær klokke) for ulike kloroplastgener hos rødalger, grønnalger, chromister og enkelte andre algegrupper. Dataene gir støtte til at en primær endosymbiose fant sted for omkring 1600 millioner år siden, med en tidlig avspaltning av Glaucophyta og tidlig forgrening av rød- og grønnalger. Opprinnelsen til Chromista kan ha skjedd for omkring 1300 millioner år siden, og forgreningen innen grønnalgene som har ført videre til moser og karplanten skjedde for ca. 800 millioner år siden.



Hypotetiske utviklingslinjer og divergenstider for algegruppene basert på molekylære klokker (etter Bhattacharya & Medlin 2004, Protist vol. 155).

GRUNNLEGGENDE KARAKTERER I ALGESYSTEMATIKK

De ulike algenes fylogeni kan spores gjennom kloroplastenes pigmenter og cellens mikroanatomi, finstruktur og sammenlignende analyser av DNA-skvenser.

Kloroplaster/pigmenter: Farge, form og antall viktig karakter. Det kan være én, to eller mange, men mangler også helt hos mange arter. Den kjemiske differensieringen av fotosyntese- og hjelpepigmenter er vesentlig for moderne systematikk

Indre bygning/finstruktur: Utformingen av mitochondrier, Golgi-kompleks, kjerne og kloroplaster, og membranene som omgir organellene er vesentlige karakterer på høyere systematisk nvå.

Flageller: Utformingen viktig systematisk karakter. Finnes i alle algephyla (unntatt Cyanobacteria og Rhodophyta), hos vegetative celler og/eller eventuelt bare hos gameter

Cellevegg: Utformingen og kjemisk sammensetning er viktige karakterer. Kan være tilstede eller mangle, veggmateriale cellulose, kisel o.l.

Opplagsnæring: Opplagsnæringen er typisk for større algegrupper; chrysolaminaran, paramylon, stivelse, i tillegg til fett/olje som finnes i de fleste alger.

Ernæring: Autotrofi og heterotrofi kan være typisk både på ordens- og artsnivå, mange er mixotrofe.

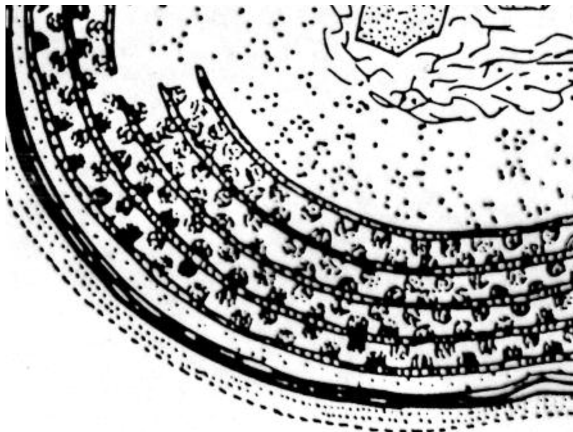
Formering/vekst: Både formeringstype og utseendet på formeringsstadiene blir brukt systematisk. Vegetativ ved todeling, mangedeling, fragmentering, kjønnet ved isogami, anisogami eller oogami

ALGENES PIGMENTSAMMENSETNING

At algenes pigmentsammensetning (farge) er av fundamental systematisk betydning ble erkjent allerede på begynnelsen av 1800-tallet. Lamouroux (1813), var den første som delte makroalgene inn i rødalger, brunalger og grønnalger, i stedet for etter morfologisk likhet slik som tidligere.

Klorofyll *a* finnes hos alle alger med fotosyntese, og innen Glaucophyta og Rhodophyta (rødalger) er klorofyll *a* eneste klorofyll-type. Klorofyll *b* i tillegg til klorofyll *a*, er typisk for planter og for grønnalger (Chlorophyta), øyealger (Euglenophyta) og Chlorarachniophyta. Det forekommer også hos enkelte cyanobakterier. Klorofyll *c* er typisk innen Ochrophyta (Heterokontophyta), Haptophyta og Cryptophyta sammen med klorofyll *a*.

I tillegg til klorofyll forekommer tilleggspigmenter (aksessoriske pigmenter) som både kan ha en viktig rolle i fotosyntesen og noen har en beskyttende funksjon, f. eks mot UV. Fykobiliner er typisk for Cyanophyta (unntatt de få som har klorofyll *b*), Glaucophyta, rødalger (Rhodophyta) og svelgflagellater (Cryptophyta). Det er tre typer fykobiliner: fykocyanin (blått), allofykocyanin (turkis) og fykoerythrin (rødt). Fykobilinene er knyttet til thylakoidene i form av små korn (fykobilisomer), med unntak for Cryptophyta som ikke har fykobilisomer. Karotenoider er en fellesbetegnelse på en lang rekke pigmenter (karotener og xanthophyller) med gulig til brunlig farge. ß-karoten er tilstede i alle algegrupper, og ulike xanthofyller er mer eller mindre spesifikke for enkelte algeklasser. Fucoxanthin er et gulbrunt karotenoid som er det viktigste aksessoriske pigment innen Ochrophyta (Heterokontophyta) og Haptophyta, mens peridinin er typisk innen Dinophyta. Hos enkelte grønnalger kan cellene under visse forhold akkumulere røde karotenoider (astaxanthin) og gi rødfarge til voksestedet, f. eks. fjærepytter og rød snø.

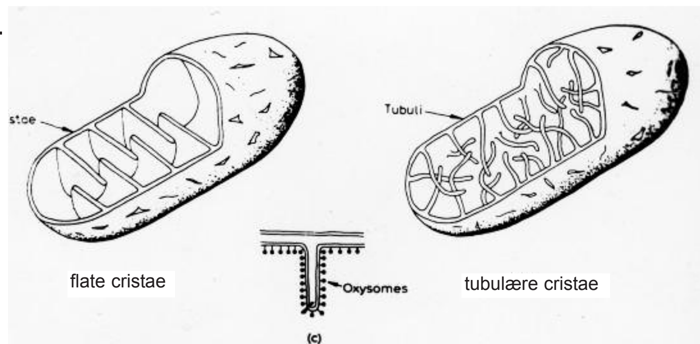


Prokaryota - thylakoider med fykobilisomer

FINSTRUKTUR

Mikroanatomien i cellene er de synlige tegn på endosymbioseteorien for algenes utvikling. I utformingen/bygningen av de enkelte organeller kommer det frem trekk som følger og støtter den systematiske inndelingen som i hovedtrekkene også kan leses av molekylærbiologiske data. Det er tre organeller som er lett identifiserbare i elektronmikroskopiske snitt av eukaryote algeceller; kjerne, mitochondrion og kloroplast. Hos prokaryotene er ikke disse funksjonelle enhetene omsluttet av membraner og derfor mindre tydelige, men f.eks. thylakoidene som ligger fritt i cytoplasma står tydelig frem, ikke minst på grunn av fykobilisomene som kan være meget fremtredende på thylakoidoverflaten.

Kjernens systematiske betydning er knyttet til delingsmønster og membranforholdet til kloroplasten. Det siste er klare indikasjoner på endosymbiosenivået. Mitochondriene er av to hovedtyper; med flate cristae (a) og med tubulære cristae (b), en tredje type hvor crista har form som en ping-pong "racket" festet med håndtaket til mitochondrieveggen finnes hos Euglenophyta.

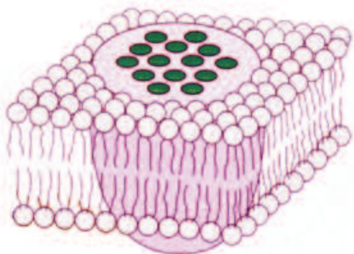


Mitochondrietyper, skjematisk

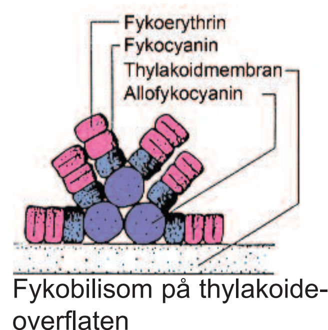
Membranene som omgir kloroplastene (og hos noen også kjernen) blir i det følgende omtalt slik de forekommer i EM-snittene uten hensyn til evolusjonsmessig tolkning, således finner vi fire membraner omkring kloroplastene hos Haptophyta og Ochrophyta, tre hos Euglenozoa og Dinophyta (med Peridinin), to hos Rhodophyta og Chlorophyta.

Kloroplaster

FYKOBILISOMER med fykocyanin og fykoerythrin synes som vorter, knotter på overflaten av thylakoidene hos rhodophyceer (og cyanobakterier), mens klorofyll er bygget inn i thylakoideoverflaten.



Thylakoide med innbakt pigment - modifisert fra Campbell & Reece 2002

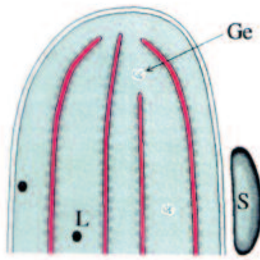


Fykobilisom på thylakoide-overflaten

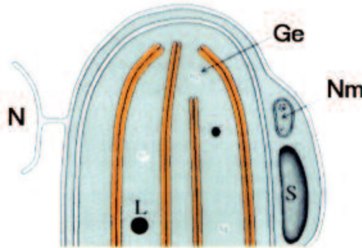
PYRENOIDER skiller seg ut som områder av kloroplaststroma uten eller med få thylakoider, noen pyrenoider er mer eller mindre stilkede utposningen av kloroplaststroma. Hvor stivelse er opplagsnæring finnes den ofte som skjold eller plater omkring pyrenoiden.

Membranforhold (skjematisk) i syv (eukaryote) algephyla

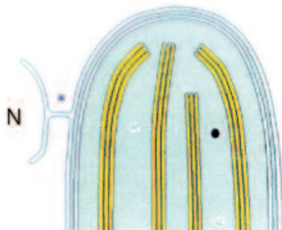
Membranforholdene omkring kloroplast og kjerne gjenspeiler endosymbiosehistorien for den enkelte gruppe/phylum, og i tillegg til pigmentinnhold er de grunnlaget for den systematiske inndelingen. Figurene nedenfor er modifisert etter Klaveness.



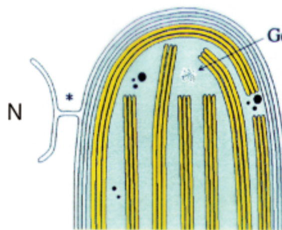
RHODOPHYTA: Enkle thylakoider med fykobilisomer, Ge = genofor og L = lipid i kloroplaststroma omgitt av to kloroplastmembraner. Reservestoff S = stivelse utenfor membranene.
[Mitochondrier med flate cristae]



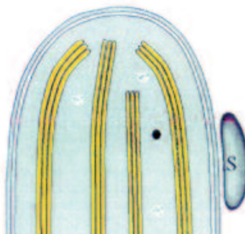
CRYPTOPHYTA: Doble thylakoider, genofor og lipid innenfor to kloroplastmembraner, Nm = nukleomorf (kjernerest fra symbiont) og reservestoff stivelse innenfor to ytre membraner. Den ytre av disse omslutter også kjernen.
[Mitochondrier med flate cristae]



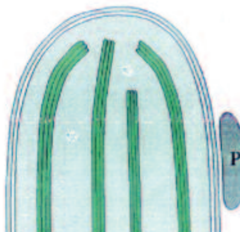
HAPTOPHYTA: Triple thylakoider i kloroplaststroma omgitt av ialt fire membraner, den ytre felles med kjernemembranen.
[Mitochondrier med tubulære cristae]



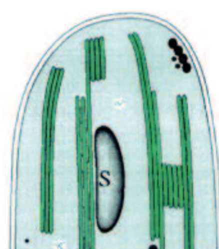
OCHROPHYTA: Triple thylakoider som er omgitt av en ytre randlamell (girdle lamella) og med genofor i kloroplaststroma, og samme membranforhold som hos Haptophyta.
[Mitochondrier med tubulære cristae]



DINOPHYTA (peridinin-typen): Triple thylakoider (uten randlamell), kloroplaststroma omgitt av tre membraner uten kjernetilknytning, og reservestoffet stivelse utenfor ytterste membran.
[Mitochondrier med tubulære cristae]

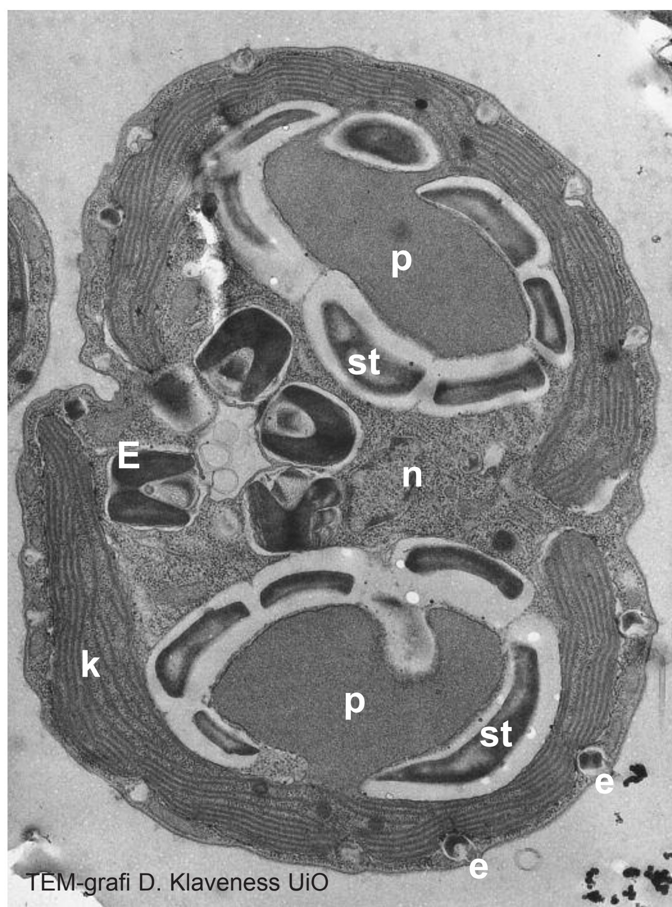


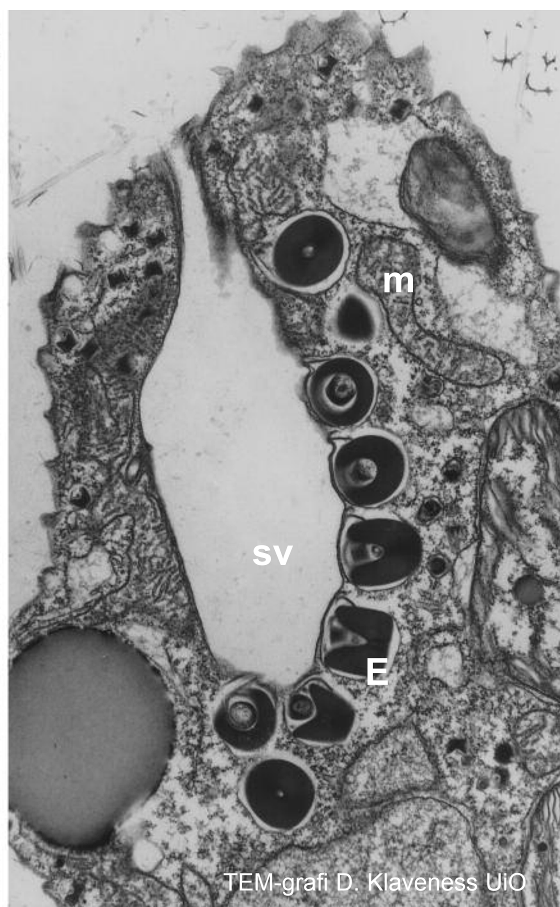
EUGLENOPHYTA: Triple thylakoider omgitt av tre membraner som hos Dinophyta, reservestoffet P = paramylon ligger utenfor kloroplasten.
[Mitochondrier med discoide cristae]



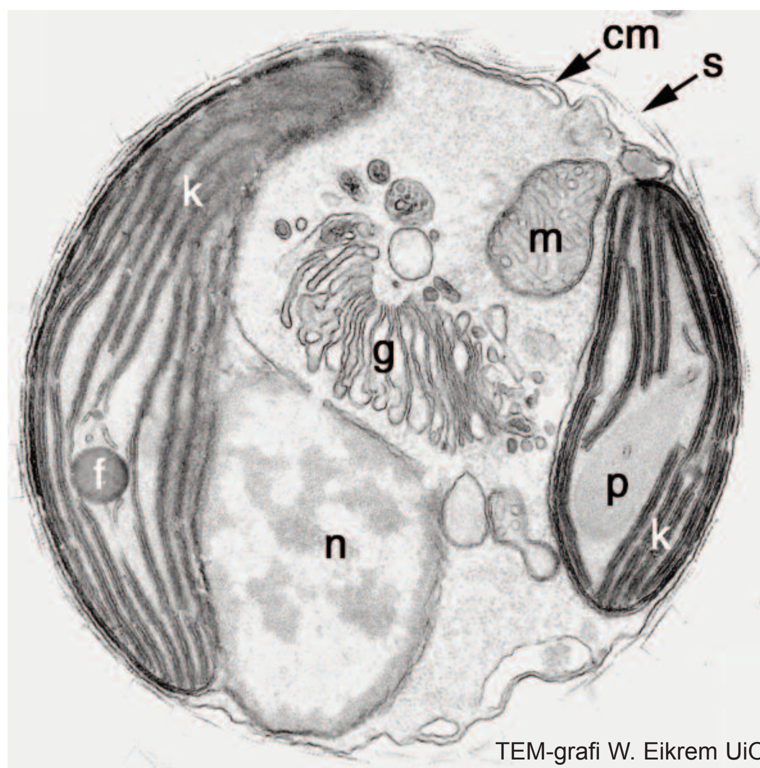
CHLOROPHYTA: Thylakoidene med tendens til granadannelse, og med reservestoffet S = stivelse i kloroplaststroma. Kloroplasten omgitt av to membraner uten kjernetilknytning.
[Mitochondrier med flate cristae]

Eksempler på finstruktur; ultratynne snitt av materiale preparert for elektronmikroskopi



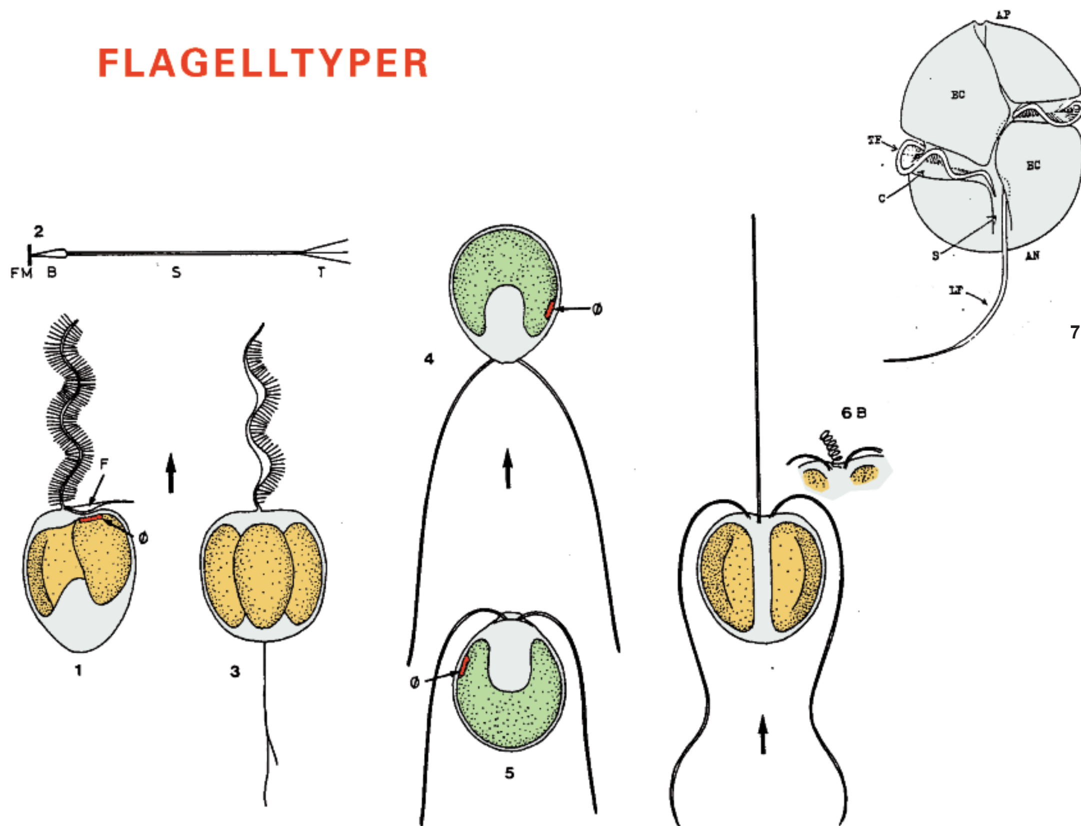


Cryptomonas sp., Cryptophyta; til venstre tverrsnitt av celle med to kloroplaster (k), hver med pyrenoide (p) og stivelseplater (st). Svelget er omgitt av fire store ejectosomer (E). Mindre ejectosomer (e) finnes i celleoverflaten. Til høyre lengdesnitt gjennom svelget (sv) med et lag av store ejectosomer (E). Mitochondrion (m) og kjerne (n).



Chrysochromulina throndsenii, Haptophyta; cellen til venstre viser kloroplast/kjerne/membranforholdet, golgi-kompleks (g) i midten av cellen, og cellemembran (cm) med lag av skjell (s). Kloroplast (k) med pyrenoide (p) og fettdråper (f). Mitochondrion (m) og kjerne (n).

Flageller
Flageller forekommer i alle algephyla unntatt Rhodopyta (og Cyanophyta/Cyanobacteria) enten i hele eller deler av livscyklus. Mikroanatomisk er det små variasjoner i den generelle bygningen, men utformingen av overgangssonen mellom ytre flagell - flagellbasis - og flagellrøtter, viser stor og tildels klassetypisk variasjon. Flagelloverflaten varierer mellom glatte flageller i Haptophyta og Chlorophyceae (Chlorophyta), med rekker av tubulære hår på hovedflagellen i Ochrophyta og med organiske skjell som typisk for Prasinophyceae (Chlorophyta). Hos Dinophyta er den ene flagellen båndformet med en forsterket kant av parakrystallinsk materiale, og i Dictyochophyceae (Ochrophyta) finnes en lignende båndformet hovedflagell. I Euglenophyta ligger en tilsvarende struktur tett opp til aksonemet.



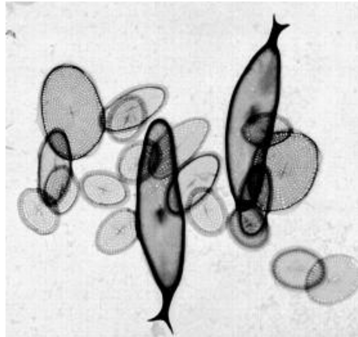
Ochrophyta (1 - *Ochromonas*) har hovedflagell med tubulære hår (2) og glatt flagell med flagellfortykning (F) over øyeflekken (Ø), men avvikende former finnes (3 - *Pseudopedinella* m slepe-pseudopodium) hvor hovedflagellen også har ving, mens den glatte flagellen er rudimentær eller mangler. Chlorophyta (4,5) mangler tubulære hår på flagellene, men hos én klasse (Prasinophyceae) er flagellene (og cellen) dekket med organiske skjell. Haptophyta (6) har to glatte flageller og i tillegg et haptonema (festetråd). Dinophyta (7) har tverrflagell med hår og vinge og en glatt lengdeflagell.

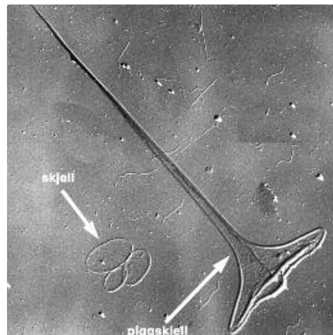
Den glatte flagellen i Ochrophyta har i noen tilfelle (Chrysophyceae) en fortykkelse som antas å være lysfølsom og sammen med øyeflekken i kloroplasten kan registrere lysstyrke og retning. Hos Euglenozoa er øyeflekken en separat struktur, men lokalisert tilsvarende like overfor en flagellfortykkelse. Øyeflekker finnes også uavhengig av flagellstrukturer i Dinophyta og Chlorophyta.

Øyeflekker finnes hos mange flagellater. De består av oljedråper farget av karotenoider. Øyeflekken ligger innenfor kloroplastmembranene hos chrysophyceer (Ochrophyta) og chlorophyter, som separat organell hos eustigmatophyceer (Ochrophyta) og euglenophyceer (Euglenozoa), hos dinoflagellatene er det flere typer opptil et komplekst ocellus “øyelignende” oppbygning.

Cellevegger / skjell / loricae

Overflatestrukturer kan mangle - cellene er nakne, dvs cytoplasmaet er bare avgrenset utad av cellemembranen, ofte finnes en beskyttelse utenfor denne. Skjell av organisk materiale er utbredt i mange phyla, men typisk for Haptophyta, og for klassen Prasinophyceae i Chlorophyta. De er generelt synlige bare i TEM (transmisjonselektronmikroskop).





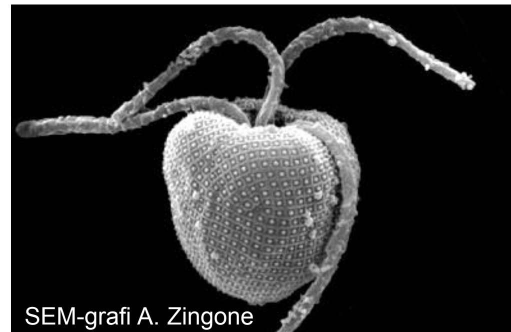


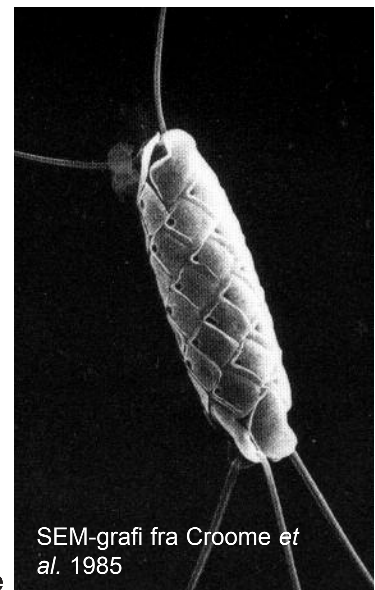
Fig. Organiske skjell (*Prymnesium, Apedinella, Pyramimonas* - TEM)

Mineraliserte skjell kan være forkislet (innen Ochrophyta) eller kalsifisert/forkalket (innen Haptophyta), og blir da synlige også i lysmikroskopet. Forkislede skjell er typiske for klassen Synurophyceae i Ochrophyta, forkalkede skjell, coccolither, karakteriserer gruppen coccolithophorider, kalkflagellater, i Haptophyta. Mineraliserte skjell sees best i SEM (scanning elektronmikroskop).

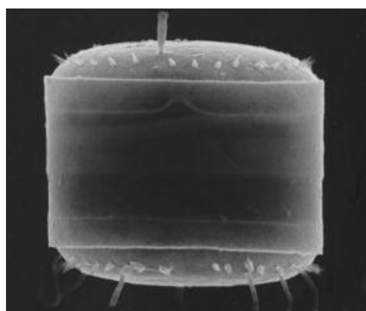


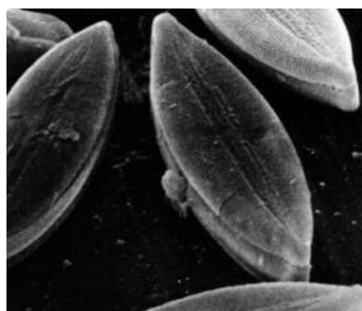
SEM-grafi E. Paasche

Fig. Mineraliserte skjell; *Emiliania* med coccolither av kalk (til venstre), *Mallomonas*-kiselskjell (til høyre) - SEMgrafier)



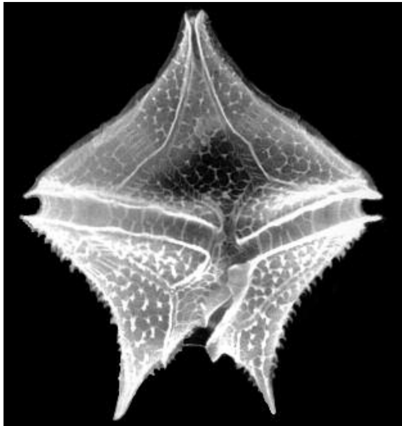
Veggdannelse ved forkisling er typisk for diatomeer (Bacillario-phyceae,Coscinodiscophycea, Mediophyceae) i Ochrophyta og gir det morfologiske grunnlaget for systematikken her. I likhet med skjellstrukturer dannes kiselskallet inne i cellen, og blir først senere ekstern cellevegg. Kiselskjelettet hos kiselflagellatene i klassen Dictyochophyceae i Ochrophyta er tilsvarende en morfologisk artstypisk overflatestruktur. Både kiselskjelett og kiselskall kan identifiseres i LM, men EM vil være nødvendig for å se de fineste detaljene hos kiselalgene. Kalkutskillelse på celleoverflaten kjennes fra enkelte makroalger i Rhodophyta og i Chlorophyta.





Kiselcellevegg hos sentrisk (*Thalassiosira* sett fra siden) og pennat kiselalge (*Mastogloia* sett skrått ovenfra) - SEM-grafier G.R. Hasle

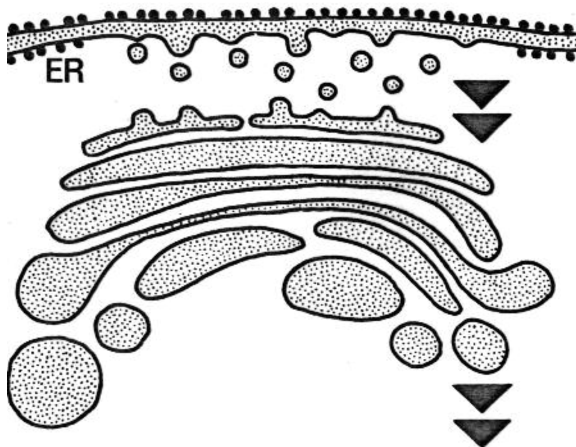
Veggdannelse ved faste organiske strukturer finnes i alle phyla. Hos mikroalgene kan de bestå av cellulose, kitin eller en blanding av polysakkarider/karbohydrater. I Chlorophyta er veggene i vegetative stadier oftest glatte eventuelt med slim eller gelélag og omslutter hele cellen. Om cellen har flageller vil disse komme ut gjennom flagellporer. I Dinophyta med cellevegg, thekate former, vil veggen være delt opp i et større eller mindre antall plater som føyer seg sammen i et mønster. Slike strukturer kan sees i LM, men SEM vil gi mer detaljkunnskap.



Organisk cellevegg (thekat dinoflagellat, *Protoperidinium divergens* - SEM-grafi G.R.Hasle

Golgi-apparat / Golgi-kompleks

Hos algene er golgi-apparatet et viktig organell knyttet til produksjon av organiske skjell og veggstrukturer. Hos diatomeer (kiselalger) og coccolithophorider (kalkflagellater) samles vegg/coccolith-materiale i vesikler fra golgi-komplekset.



Golgi-kompleks skjematisk



Golgi-vesikler med organiske skjell hos *Haptolina fragaria* (= *Chrysochromulina fragaria*, fra Eikrem & Edvardsen 1999)

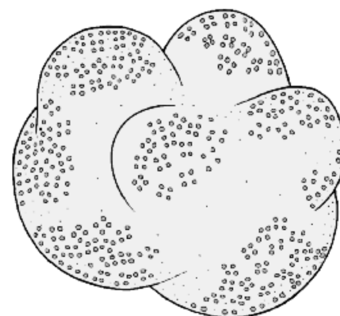
EM/LM
Strukturer som kan studeres i detalj i elektronmikroskopet kan i noen grad også sees i lysmikroskopet. Dette gjelder spesielt morfologiske overflatestrukturer som cellulosepanser hos dinoflagellater og kiselskall hos diatomeer. Mikroanatomiske trekk som reservestoffer og pyrenoider sees i levende materiale, men identifiseres helst etter farging av preparatet. Farging brukes også for å fastslå kvaliteten av veggmateriale.

Karakterer som kan observeres i lysmikroskop, og som er viktige kjennetegn omtales under de enkelte klasser nedenfor, slik som: kloroplastenes form og antall, plassering i cellen, forekomst av pyrenoide etc.

LAGRINGSPRODUKTER (OPPLAGSNÆRING)
Gjennom fotosyntesen produseres det polysakkarider som lagres i cellene i forskjellig form og som er karakteristisk for de enkelte algeklasser. Plassering av opplagsnæringen, reservestoffene varierer etter symbiont-vertscelle-forholdet, og finnes i noen grupper i kloroplaststroma, hos andre i cytoplasmaet, eller mellom kloroplast og kjernemembranene (se foran). I Cyanophyta dannes cyanophycéstivelse (et α-1,4 glucan) i form av submikroskopiske korn mellom thylakoidene. Svelgflagellater (Cryptophyta) og rødalger (Rhodophyta) danner et liknende stivelsesprodukt (floridéstivelse) som foreligger som korn i cytoplasma hos rødalger, og mellom membranene som omgir kloroplasten hos svelgflagellater. Grønnalger (Chlorophyta) og dinoflagellater (Dinoflagellata) produserer ekte stivelse i form av stivelseskorn i cellene. Innen Ochrophyta, svepeflagellater (Haptophyta), Chlorarachniophyta og Euglenozoa dannes hovedsakelig ß-1,3 glucaner. I de to siste i form av korn (paramylon). Hos de øvrige er det ulike modifikasjoner av ß-1,3 glucan og ß-1,6 glucaner, og som betegnes laminaran eller chrysolaminaran. Disse foreligger i oppløst form som vakuoler i cellene. I tillegg til de ulike polysakkaridene, lagres også fett (lipider), sukkeralkoholer, nitrogen- og fosforforbindelser.

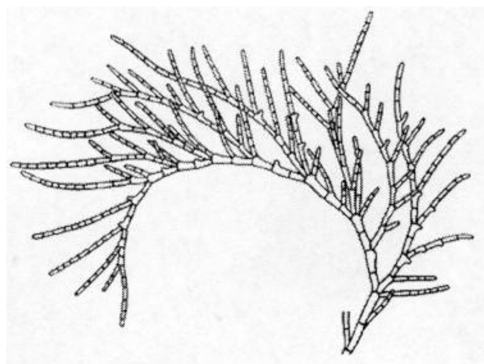
MORFOLOGI/TILSTANDSFORM
Morfologisk varierer algene fra encellede former som bare er noen få mikrometer i diameter, til store, bentiske tareplanter som kan bli 50 m lange. Tallus (flertall talli; på dansk løv, svensk bål, norsk ord mangler) er betegnelsen på selve plantelegemet hos alger, lav og moser som ikke er delt i rot, stengel og blad som høyere planter.

Encellede alger
Encellede alger kan opptre enkeltvis eller danne mer eller mindre regelmessige kolonier. Flagellater er forsynt med flageller i det vegetative stadiet. Coccoide former mangler flageller i det vegetative stadiet, men kan danne sporer eller gameter med flageller i forbindelse med formeringen. Både flagellater og coccoide alger kan danne kolonier. Kolonier som har en fast form og ofte et gitt antall celler som er ordnet på en regelmessing måte kalles coenobier, og er mest vanlig hos grønnalger. Både flagellater og coccoide alger kan temporært danne s.k. *Palmella*-stadier. Da kastes eventuelle flageller av, og cellene deler seg gjentatte ganger og holdes sammen i en felles geléaktig masse. *Volvox* har klar arbeidsdeling mellom cellene og koordinert flagellbevegelse gir retningsbestemt svømming.

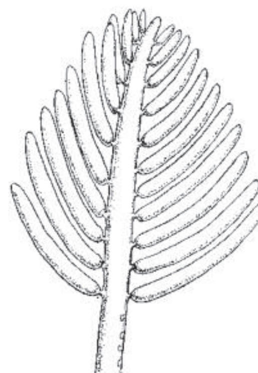

Phaeocystis-celler i gelékoloni(*Palmella*-stadium)

Flercellede alger
De enkleste flercellede algene består av cellerekker som oppstår ved gjentatte celledelinger i én retning. Slike enradete celletråder kalles uniseriate, og kan være ugrenet eller grenet.


Uniseriat, ugrenet


uniseriat, grenet

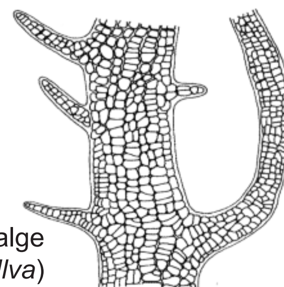
En spesiell tallusbygning forekommer bare hos enkelte grønnalger: de er sifonale eller hyfeliknende uten å være delt opp i celler, men har et sammenhengende cytoplasma med tallrike kloroplaster og cellekjerner.



sifonal type (grønnalgen *Bryopsis plumosa*)

Hos mer kompliserte former kan tallus være konstruert på to ulike måter.

1. Parenkym (ekte cellevev) oppstår ved at celler deler seg i flere retninger og i 2 eller 3 plan. Dersom alle delingene ligger i samme plan dannes et enlaget, bladaktig tallus (som for eksempel *Porphyra*). Ved gjentatte delinger i flere retninger dannes et tredimensjonalt tallus som kan være av forskjellig form og størrelse.

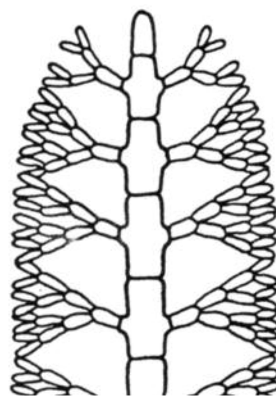


parenkymatisk grønnalge (*Ulva*)

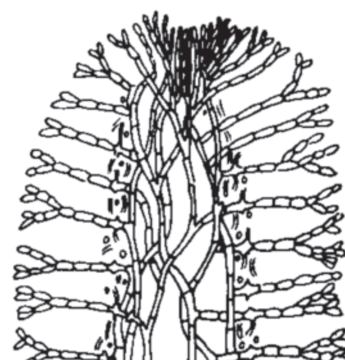
2. Pseudoparenkymatiske alger oppstår ved at mange celletråder (filamenter) holdes tett sammen i en mer eller mindre fast substans. Tallus kan være bladaktig, skorpeformet eller bestå av mer eller mindre tykke grener eller ureglemessige klumper. Det kan være vanskelig å avgjøre om en alge er parenkymatisk eller pseudoparenkymatisk. Pseudoparenkymatiske alger kan være konstruert på to ulike måter:

Uniaksiale (sentralakse-typen)
De uniaksiale algene er bygget opp omkring en sentralakse med tette sidegrener. Hovedaksens toppcelle vil ofte være tydelig i mikroskop.

Multiaksiale alger er bygget opp ved sammenfiltring av mange grenesystemer, uten noen tydelig hovedakse. Det er vanskelig å peke ut en tydelig toppcelle.

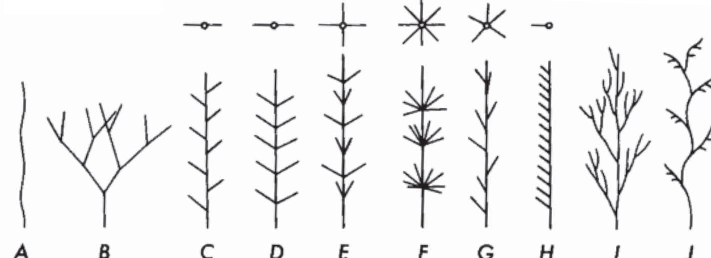


uniaksial



multiaksial

De fleste rødalger er pseudoparenkymatiske, mens de store brunalgene (tang og tare) er parenkymatiske.



A. ugrenet; B. dikotom (gaffelgrenet); C. avvekslende fjærgrenet (grenene i ett plan); D. motsatt fjærgrenet; E. korsvis motsatt grenet; F. kransgrenet; G. av-vekslende, allsidig grenet; H. ensidig grenet; I. monopodial vekst (veksten ledes av et hovedakse); J. sympodial vekst (en sidegren nedenfor toppen overtar veksten).

FORMERING/VEKST

Hos alle alger foregår en cellevekst før cytokinesen, celledelingen. De encellede algene skiller lag straks etter delingen er gjennomført, noen danner kolonier av likeverdige celler, men også differensierte kolonier forekommer (*Volvox*). Hos flercellede alger skiller ikke cellene lag og det dannes tråd- og bladformede talli.

Vekst hos flercellede alger

Flercellede alger kan ha diffus vekst (en hvilken som helst celle kan dele seg), eller celledelingene kan være begrenset til bestemte delingsaktive celler (meristem). I det siste tilfellet kan de delingsaktive cellene være toppceller, og det kalles apikal vekst (toppcellevekst). Det forekommer hos de fleste rødalger og hos visse grupper av brunalger (ordener: Fucales, Dictyotales, Sphacelariales). Hvis vekstsonen er lokalisert i et område som er nedenfor toppen, kalles det interkalær vekst. Et eksempel er vekst av tare (*Laminaria*) der vekstsonen er begrenset til et område nederst i den bladliknende delen (lamina).

ALGENES REPRODUKSJON

Ukjønnet formering

De fleste encellede alger formerer seg ved gjentatt todeling der hver dattercelle er lik morcellen. Hos flercellede alger skjer vegetativ formering ved tilfeldig fragmentering eller ved at det hos noen få dannes spesielle grener (propagulae) som løsner og gir opphav til et nytt individ. Hos terrestre alger og alger i ferskvann kan noen celler få tykke cellevegger og være anriket på opplagsnæring. Slike celler kalles akineter, og er både sprednings og formeringsenheter som kan overleve ugunstige perioder før de spirer.

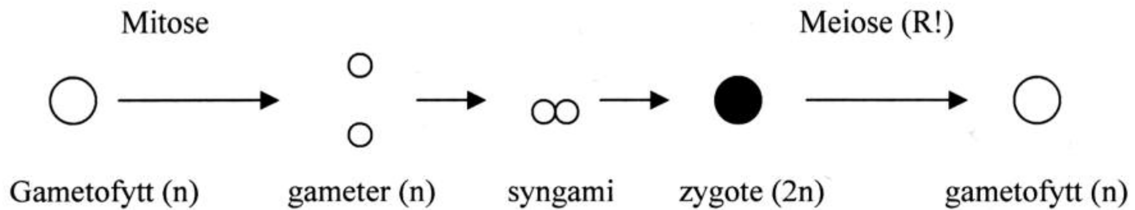
Vanligere skjer ukjønnet formering hos flercellede alger ved dannelse av sporer. De sporedannende cellene (sporangier) kan inneholde bare en spore i hvert sporangium (monosporangier) eller det dannes flere sporer i hvert sporangium, eller sporangiene kan være sammensatt av mange rom der det dannes en spore i hvert rom. Sporene kan være forsynt med flageller (zoosporer) eller være uten flageller (aplanosporer). Hos enkelte kolonidannende grønnalger, kan ukjønnet formering skje ved dannelse av datterkolonier (autokolonier), f.eks. *Volvox*.

Kjønnet formering og livssyklus

Ved kjønnet formering dannes det haploide gameter som smelter sammen (syngami) til en diploid zygote. Begge gametene kan være like av utseende (isogami) eller den ene av gametene kan være større enn den andre. Hvis begge gametene har flageller, men er av ulik størrelse og atferd, kalles det anisogami, mens ved oogami er den ene gameten et ubevegelig egg, og den andre gameten er en mindre og vanligvis flagellert celle (spermatozoid). Hos rødalger mangler alltid flageller, og da kalles de hannlige gametene for spermatier.
Hannlige og hunnlige gameter utvikles vanligvis på atskilte individer (diøsisk), men hos noen arter kan de utvikles på samme individ (monøsisk). Den videre utviklingen av den diploide zygoten, (dvs. når meiosen finner sted) er avgjørende for typen av livssyklus, og det skilles mellom 3 hovedtyper:

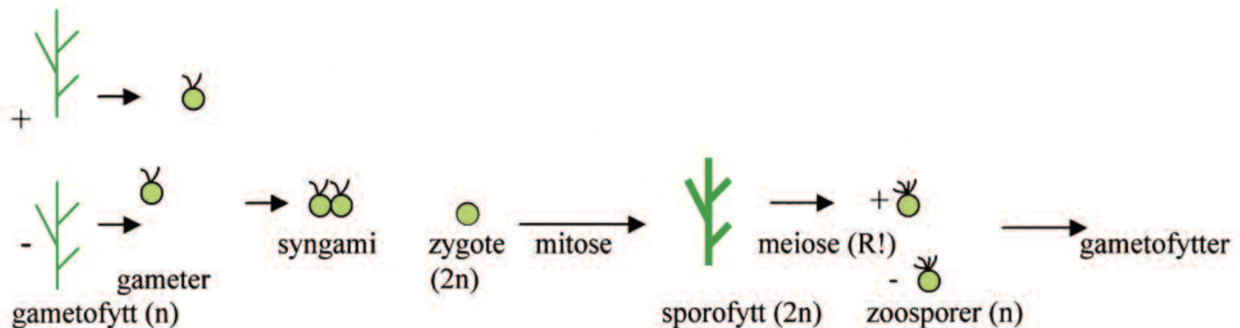
1. HAPLONTER (zygotisk meiose)

Den dominerende fasen er haploid, og gametene dannes mitotisk. Eneste diploide stadium er zygoten, som spirer etter en meiose til nye haploide gametofytter. Denne formen for livssyklus er vanligst hos encellede alger.



2. DIPLOHAPLONTER (sporisk meiose)

Zygoten spirer etter en mitose og gir opphav til et diploid individ, som på et visst tidspunkt danner sporangier der meiosen skjer med dannelse av haploide sporer. Sporene utvikler seg til haploide, selvstendige individer som senere danner gameter. Det er altså en veksling mellom en diploid individtype (sporofytt) og en haploid individtype (gametofytt). De to fasene i livssyklus kan ha samme utseende (isomorf), eller være morfologisk forskjellig (heteromorf). Denne typen av livssyklus er vanlig hos mange makroalger (se nedenfor under for eksempel grønndusk *Cladophora rupestris* og brunsli *Ectocarpus siliculosus*).



Skjematisk fremstilling av isomorf, diplohaplontisk livssyklus hos grønndusk (*Cladophora rupestris*).

3. DIPLONTER (gametisk meiose)

Den fremtredende individtypen er diploid og gametene dannes etter en meiose. Zygoten spirer til nye diploide individer. Denne typen av livssyklus forekommer hos få algetyper (for eksempel *Fucus*), og regnes som avansert, og avledet fra diplohaplontisk, idet den hos brunalger tolkes som en ekstrem reduksjon av gametofyttfasen. Hos diatoméer (kiselalger) øker zygoten i volum og kalles en auxospore.

Hos mange alger er ikke kjønnet formering og livssyklus tilstrekkelig klarlagt. Det er også tallrike eksempler på avvik fra de tre hovedtypene, for eksempel ved bortfall av meiose, utvikling uten befruktning (partenogenese) med mer.

Det taksonomiske hierarki og botanisk nomenklatur (navnsetting)
De formelle sider ved algenes nomenklatur følger "International Code of Botanical Nomenclature" (det finnes tilsvarende nomenklaturregler for zoologi og for bakteriologi, som avviker noe fra den botaniske nomenklaturkoden).
NOMENKLATURKODEN angir et hierarkisk system og prinsipper, regler og anbefalinger for en korrekt navnsetting. Et takson (flertall taksa) er betegnelsen på en systematisk enhet.
BESKRIVELSER AV NYE ARTER må ha en latinsk diagnose (kreves ikke i zoologisk nomenklatur).
En art betegnes med to navn (binomial): slektsnavn + artsepitet. Deretter følger navnet på den eller de som beskrev arten (autornavn). Artsnavnet er ofte et adjektiv og må bøyes i overensstemmelse med latinsk grammatikk: *Ascophyll**um** nodos**um**, Ulv**a** lactuc**a**, Skeleto**nema** costat**um***.

Typifisering
Ethvert artsnavn skal ledsages av et type-eksemplar, dvs et individ (kan være en illustrasjon) av arten som knytter beskrivelsen konkret til navnet. En slekt skal typifiseres ved en art, og en familie ved en slekt osv. Det skilles mellom ulike slags typer: HOLOTYPE*: det eksemplar av arten (eller del derav) som den opprinnelige autor selv utpeker som type.* ISOTYPE*: duplikat av holotypen.* SYNTYPE*: ett av flere eksemplarer som lå til grunn for beskrivelsen, uten at det ble pekt ut en HOLOTYPE.* LECTOTYPE*: et eksemplar valgt blant det opprinnelige materialet (*SYNTYPER*) og som den opprinnelig autor hadde for hånden ved originalbeskrivelsen når han ikke selv utpekte en* holotype. NEOTYPE*: eksemplar utvalgt hvis det opprinnelige materialet for beskrivelsen er tapt.* NEOTYPER *bør fortrinnsvis velges blant eksemplarer som er sett og bestemt av den opprinnelige forfatter, eller materiale isolert fra typelokaliteten (*TOPOTYPE*).*

DET TAKSONOMISKE HIERARKI

latin	**norsk**	**Endelse** (for alger)	**Endelse** for sopp	**Eksempel** (blæretang)
Regnum	Rike			Chromista
Divisio = Phylum	Divisjon = Rekke	-phyta	-mycota	Ochrophyta (Heterokontophyta)
Classis	Klasse	-phyceae	-mycetes	Phaeophyceae
Ordo	Orden	-ales	-ales	Fucales
Familia	Familie	-aceae	-aceae	Fucaceae
Genus	Slekt			*Fucus*
Species	Art			*vesiculosus*
Varietas	Varietet			
Forma	Form			f. *evesiculosus* (blæreløs form av blæretang)

Ikke alle nivåer er tatt med her, f.eks tribus er et nivå mellom familie og slekt, dessuten kan en for de ulike trinn benytte sub- (under), f.eks subclassis, da er endelsen: -phycidae

Prioritet
Ofte er samme art beskrevet flere ganger uavhengig av hverandre, og som prinsipp er det vedtatt at den eldste gyldige beskrivelsen skal gjelde, dog med begynnelsesdato satt til 1. mai 1753 (utgivelsesdato for Linné: Species plantarum). Det er noen få unntak fra dette der begynnelsespunktet er fremskutt (enkelte grupper av blågrønnalger (Nostocaceae), og grønnalgegruppene Desmidiaceae og Oedogoniales).

Et eksempel: Sukkertare ble først beskrevet av Linné som: *Fucus saccharinus* Linnaeus, 1753 p. 1161 (= BASIONYM). Senere opprettet Lamouroux (1813) slekten *Laminaria* som ble reservert for tareartene. Ny kombinasjon blir da: *Laminaria saccharina* (Linnaeus) Lamouroux - sukkertare. Idag er det gyldige navnet *Saccharina latissima* (Linnaeus) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl & G.W. Saunders med basionym *Ulva latissima* Linnaeus 1753. Det finnes også flere SYNONYMER, dvs. arter som senere har vært beskrevet som nye arter, men som har vist seg allikevel å tilhøre sukkertare, for eksempel: *Laminaria agardhii* Kjellman 1877 (= SYNONYM).

SYSTEMATISK OVERSIKT

Oversikt over hovedgruppene av alger (inkludert cyanobakterier). Norske navn tatt med der slike finnes. Grupper som blir gjennomgått under BIO1200 er fremhevet. fv = ferskvann, m = marin, brv = brakkvann.

PROKARYOTA
PHYLUM **CYANOPHYTA** (CHLOROXYBACTERIA)
klasse **Cyanophyceae** - cyanobakterier eller blågrønnalger, fv/m; plankton/bentos, encellede/flercellede, ca 200 slekter og ca. 2000 arter
EUKARYOTA
PHYLUM GLAUCOPHYTA
klasse Glaucophyceae - fv, plankton, 3 slekter, 14 arter
PHYLUM **RHODOPHYTA** - rødalger, flageller ukjent, fv/m (95 %), flest flercellede, bentos, ca 700 slekter, ca. 5000 arter
klasse **Bangiophyceae**
klasse **Florideophyceae**
PHYLUM **OCHROPHYTA** (HETEROKONTOPHYTA)
klasse **Chrysophyceae**] gullalger - fv/m, plankton, bentos, flest encellede, ca 1000 arter
klasse **Synurophyceae**
klasse Bolidophyceae m, plankton, en slekt, to arter
klasse Pelagophyceae m, plankton, 10 slekter, ca 15 arter
klasse Pinguiophyceae m, plankton, 5 slekter, 5 arter
klasse Xanthophyceae - gulgrønnalger, fv/m, plankton, bentos ca 90 slekter, ca 600 arter
klasse Eustigmatophyceae - flekkalger, fv/m, plankton, encellede, 8 slekter, ca 15 arter
klasse **Bacillariophyceae**] kiselalger/diatomeer - fv/m, plankton, bentos, encellede,ca 250 slekter, fler enn 12 000 arter
klasse **Coscinodiscophyceae**
klasse **Raphidophyceae** - nålflagellater, fv/m, plankton, encellede, 9 slekter, ca 30 arter
klasse **Dictyochophyceae** - kiselflagellater, fv/m, plankton, encellede, 25 slekter, 48 arter
klasse **Phaeophyceae** - brunalger, 99 % marine, bentos, flercellede, ca. 260 slekter, 1500 arter
PHYLUM **HAPTOPHYTA** - svepeflagellater,
klasse **Coccolithophyceae - Prymnesiophyceae** - kalkflagellater, fv/m, plankton, encellede, ca 50 slekter, 500 arter
klasse Pavlovophyceae m, plankton 3 slekter
PHYLUM **CRYPTOPHYTA**
klasse **Cryptophyceae** - svelgflagellater, fv/ m, encellede, plankton, 12 slekter, 200 arter
PHYLUM **DINOFLAGELLATA**
klasse **Dinophyceae** - fure- eller dinoflagellater, fv/m, plankton, encellede, ca 2000-3000 arter
PHYLUM **EUGLENOZOA** - øyeflagellater
klasse **Euglenophyceae** - øyealger, fv/m, plankton, encellede, ca 40 slekter, 800 arter
] olivengrønnalger - fv/m, plankton, bentisk, encellede, 16 slekter og ca 200 arter
PHYLUM CHLORARACHNIOPHYTA
klasse **Chlorarachniophyceae** - amøbealger, m, amøboide, encellede, 5 slekter, 6 arter
PHYLUM **CHLOROPHYTA** - grønne alger
klasse **Prasinophyceae**
klasse **Mamiellophyceae**
klasse **Chlorodendrophyceae**
klasse **Chlorophyceae** fv/m, plankton/bentos, encellede/flercellede, ca 100 slekter, 1000 arter
klasse **Ulvophyceae** m/fv, flercellede, bentos, ca 110 slekter, 950 arter
klasse **Trebouxiophyceae** fv/m/terrestrisk, encellede/flercellede, bentos, plankton, symbiontisk
PHYLUM **CHAROPHYTA** ca 555 arter
klasse **Charophyceae** - kransalger, fv/brv, bentos flercellede
klasse **Zygnematophyceae** - desmidiaceer og konjugasjonsalger, fv/brv, bentos, plankton, encellede/flercellede
klasse Coleochaetophyceae, fv/terrestrisk - likhetstrekk med landplanter

PROKARYOTA

Phylum CYANOPHYTA

(CYANOBACTERIA eller CHLOROXYBACTERIA) - CYANOBAKTERIER eller BLÅGRØNNALGER.

Som hos alle prokaryote organismer, mangler ekte cellekjerne, kloroplaster, mitokondrier, Golgi-legeme (dictyosom) og flageller. DNA er lokalisert i de sentrale deler av cellene (nukleoplasma) som DNAtråder, og er ikke assosiert med histoner (som hos eukaryote).

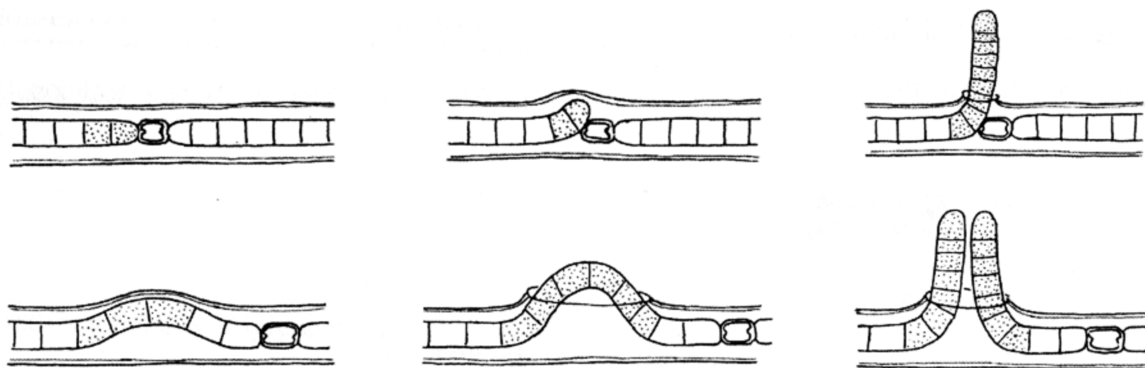
Klasse CYANOPHYCEAE

KARAKTERISTISKE TREKK

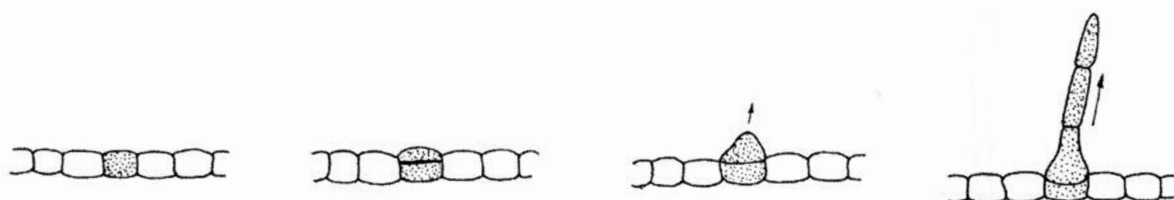
Tilstandsform/morfologi: Encellete og flercellete former forekommer. De encellete kan opptre enkeltvis, men vanligere i koloni eller som celleaggregater. De flercellete danner tråder som betegnes trichomer.
Cellevegg: Som hos Gram negative bakterier, hovedbestandel er murein (peptidoglycan) med et mer eller mindre tykt ytre lag av lipopolysakkarider.
Vekst: Vegetativ todeling hos encellete, diffus eller apikal vekst hos trådformete.
Flageller: Aldri tilstede
Formering: Kjønnet formering mangler, men som hos andre bakterier kan genetisk utveksling skje ved parasexuelle prosesser (transformasjon, transduksjon). Ukjønnet formering med sporer hos noen encellete. Trådformete danner aldri sporer, men formerer seg ved hormogonier, og noen kan danne akineter.
Pigmenter: Klorofyll *a* + fykobiliner + karotenoider
Opplagsnæring: Cyanophycéstivelse (α-1,4 glucan) som små korn som er usynlige i lysmikroskop. Nitrogenreserve i form av cyanophycinkorn, og fosfat som polyfosfat.
Forekomst/voksesteder: Planktonisk, bentisk, i ferskvann, saltvann og terrestrisk samt enkelte ekstreme miljøer som varme kilder. Noen planktoniske arter har masseoppblomstringer (vannblomst), spesielt i næringsrike innsjøer. Mange lever i symbiose med andre organismer (for eksempel lav) og kan bidra med fotosynteseprodukter og nitrogenfiksering. I alt ca 200 slekter og 2000 arter. I Norge usikkert, men anslagsvis ca. 300 arter.
Praktisk betydning: Endel arter er giftproduserende med alvorlige konsekvenser. Noen toksiner gir leverskader (hepatotoksiner) andre er neurotoksiner. Noen arter kan skille ut stoffer som gir lukt og smak til vannet (for eksempel geosmin) og skape problemer for drikkevannsforsyningen.

TILSTANDSFORM/MORFOLOGI: MORFOLOGI OG SYSTEMATIKK
Det er to hovedgrupper av cyanobakterier: (**1**) encellete (ofte kolonidannende former), og (**2**) flercellete celletråder (trichomer).

(**1**) De minste formene er runde eller sylindriske celler som hører til picoplankton (0,2-2 µm i diameter). Hos større former henger cellene sammen i mer eller mindre regelmessige kolonier. Hos noen (orden Pleurocapsales), slutter cellene seg sammen til pseudofilamenter, celleskiver eller skorper. I tradisjonell blågrønnalgesystematikk omfatter denne gruppen to ordener: Chroococcales og Pleurocapsales. Formeringen innen denne gruppen skjer ved todeling eller fragmentering av kolonier. Sporer kan også forekomme, men aldri hormogonier (se nedenfor). Heterocyster forekommer aldri.
(**2**) Celletrådene hos cyanobakterier kalles TRICHOMER. TRICHOMENE kan bestå av en enkel cellerekke (uniseriat), eller være flerradete (multiseriat). Noen er ugrenet, andre har s. k. falsk forgrening og noen få har ekte forgrening.



Falsk forgrening oppstår ved brudd på trichomet, ofte i tilknytning til en heterocyste.

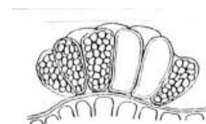


Ved ekte forgrening deler en celle seg på langs og den ene dattercellen utvikler seg til en sidegren.

CELLEVEGG
Celleveggen hos cyanobakterier består av murein (som er et peptidoglycan) og er lik det en finner hos Gram-negative bakterier. Syntese av murein kan blokkeres med enkelte antibiotika (for eksempel penicillin). Utenfor mureinlaget har blågrønnalger et mer eller mindre tykt slimlag av lipopolysakkarid, og kan hos enkelte være ganske tykt og danne et slimhylster (slire) som kan inneholde et brunlig pigment (scytonemin) som gir beskyttelse mot UV-stråling. Slire pluss trichom betegnes et filament. En del cyanobakterier har egenbevegelse (for eksempel *Oscillatoria*) som kan tilbakeføres til et system av mikrofibriller av protein på utsiden av murein-laget.

VEKST
Hos de encellete skjer vekst ved vegetativ todeling. Hos trådformete er veksten diffus (en hvilken som helst celle kan dele seg), innen ordenen Stigonematales kan det forekomme apikal vekst (toppcellevekst).

FORMERING



Dermocarpa (*Cyanocytis*) med baeocyter

Vegetativ formering skjer ved todeling og fragmentering. Sporer forekommer bare hos enkelte av de encellete, kolonidannede former. BAEOCYTER (= NANOCYTER, ENDOSPORER), er resultat av gjentatte delinger der cellene blir gradvis mindre og frigjøres for å vokser opp til nye individer.



Eksosporer

EKSOSPORER avsnøres og frigjøres en av gangen (for eksempel *Chamaesiphon*)

HORMOGONIER

Hos de trådformete skjer formeringen ved dannelse hormogonier, eller ved mer tilfeldig fragmentering, men aldri sporedannelse. Hormogonier er en form for vegetativ formering hos de trådformete cyanobakterier. Det er korte trichomavsnitt som avsnøres og frigjøres fra enden av et trichom. Avsnøringen skjer ved at noen celler på bestemte steder dør og på den måten bryter forbindelsen til resten av trichomet. Disse cellene kalles necridier eller "separation discs" (se under *Oscillatoria*).
Hormogonier er uten slimslire, og kan ved glidebevegelse fjerne seg fra morplanten.



Dannelse av hormogonier hos *Oscillatoria*

AKINETER

Dette er vegetative celler som forstørres, anrikes på lagringsstoffer og får en tykk vegg. De frigjøres fra trichomet og kan overleve lange perioder under ugunstige forhold, for deretter å spire til et nytt individ når betingelsene blir gunstige. Man har lykkes i å få akineter til å spire fra herbariemateriale som har ligget tørt og mørkt i 60 år!

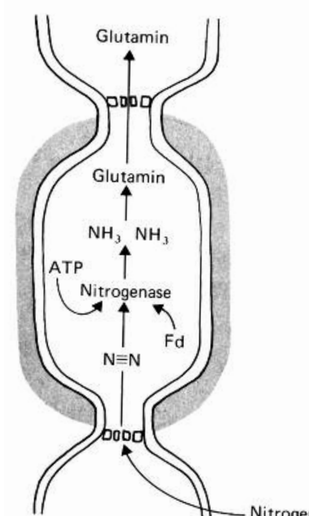


Anabaena med akineter og heterocyster

I tradisjonell blågrønnalgesystematikk omfatter de trådformete blågrønnalger 3 ordener: ord. Oscillatoriales (uniseriate, mangler heterocyster og akineter, er ugrenete eller har falsk forgrening); ord. Nostocales (uniseriate, med heterocyster og akineter, er ugrenet eller har falsk forgrening, hos noen former er trichomene tydelig avsmalnende mot enden) ord. Stigonematales (uni- eller multiseriate med ekte forgrening, heterocyster og akineter forekommer).

HETEROCYSTER

HETEROCYSTER er celler med spesialfunksjon (nitrogenfiksering). Det er tykkveggete celler som dannes fra vegetative celler ved at fotosyntesepigmenter og fotosystem II mangler, og cellene fremtrer med en lysere farge. De kan være plassert i enden av et trichom (terminale heterocyster) eller sitte interkalært. Det har vist seg at heterocystene inneholder enzymet nitrogenase, som kan omdanne molekylært nitrogen (N_2-gass fra lufta) til NH_3, og derved bygges inn i cellestoffskifte som aminosyrer, proteiner osv.   Mellom heterocysten og nabocellene er det forbindelse som er synlig i mikroskop som en fortykkelse (polar nodulus).



Nitrogenfiksering (og heterocystedannelsen) er avhengig av miljøbetingelsene, og undertrykkes ved høye konsentrasjoner av ammonium og nitrat. Enzymet nitrogenase kan ikke virke hvis oksygen er tilstede. Derfor kan en se på heterocystene som en tilpasning til nitrogenfiksering i et oksygenholdig miljø. Det finnes også eksempler på blågrønnalger uten heterocyster, og som allikevel kan fiksere nitrogen under spesielle miljøbetingelser, da med lokalt anaerobe forhold eller meget lavt oksygennivå.

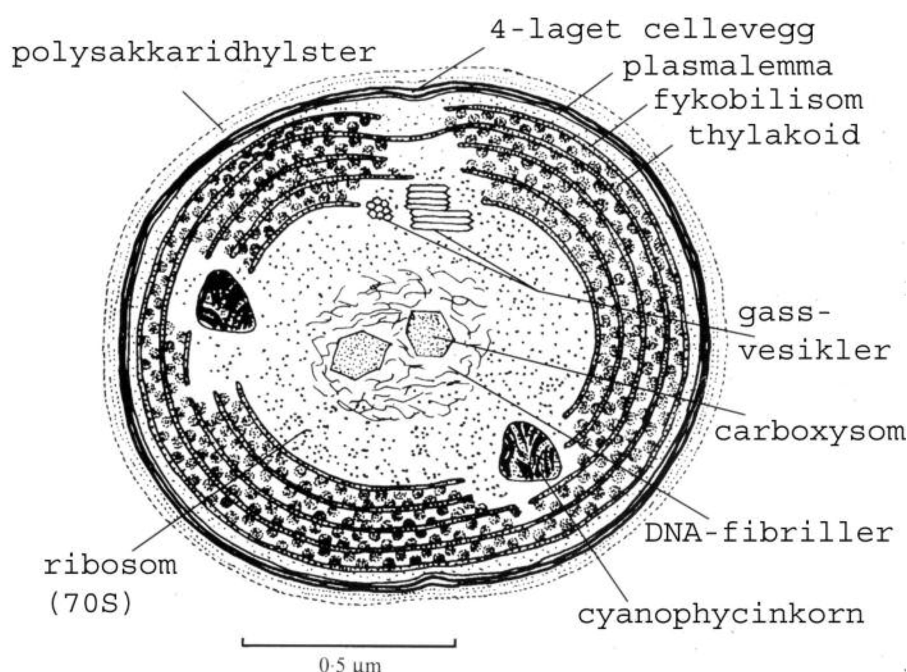
PIGMENTER

Cyanobakterier har klorofyll *a* som alle alger og planter, og fotosyntesen fører på samme måte til dannelse av oksygen (andre fotoautotrofe bakterier har bakterieklorofyll og er tilpasset anaerobt miljø). Fotosyntesen er knyttet til membranstrukturer i cellene (thylakoider) som er jevnt fordelt i de perifere deler av cellene (kromatoplasma). I tillegg til klorofyll *a* er det hos enkelte funnet klorofyll *b* (også klorofyll *c*- og klorofyll *d*- liknende pigmenter er kjent hos noen). De viktigste tilleggspigmenter er fykobiliner og karotenoider. Av fykobiliner er det tre typer: fykoerythrin (rødt), fykocyanin (blått) og allofykocyanin (turkis). Disse pigmentene er bundet til proteiner og er vannløselige. De er lokalisert på thylakoidenes overflate som små korn (fykobilisomer). Noen få blågrønnalger (de som har klorofyll *b* i tillegg til klorofyll *a*), mangler fykobiliner. Av karotenoider er det flere typer, noen er spesifikke for blågrønnalger (myxoxanthofyll, echinenon), andre er de samme som i andre algegrupper (for eksempel ß-karoten).

OPPLAGSNÆRING

Fotosynteseprodukt er cyanophycéstivelse (et α-1,4 glucan) som foreligger som submikroskopiske korn mellom thylakoidene, og er ikke synlige i lysmikroskop. Et annet lagringsprodukt foreligger som større korn (ca. 0,5 µm) og kalles cyanophycinkorn. De består av et polymer bygget opp av to aminosyrer (aspargin og arginin) og kan fungere som N-reserve. I de sentrale deler av cellene kan en finne polyfosfatkorn, som kan gjøres synlige i lysmikroskop med farging (toluidin-blått). Det lagres også fett i cellene i form av lipid-dråper. Carboxysomer (polhedral bodies) er karakteristisk for fotoautotrofe prokaryoter; det er korn som består av fotosyntese-enzymet Rubisco (ribulose-1,5 bisfosfat carboxylase/oxygenase).

Enkelte planktoniske blågrønnalger kan danne gassvesikler i cellene, og som gjør at algene kan holde seg i overflaten og ikke synke. I lysmikroskop kan en se samlinger av gassvesikler som lysbrytende, mørke prikker. Ribosomer har som typisk for prokaryoter, sedimentasjonskonstant 70 S (Svedberg), mens eukaryoter har 80 S.



EM-snitt av encellet blågrønnalge (etter van den Hoek 1995)

FOREKOMST/VOKSESTEDER

De eldste fossile cyanobakterier er mer enn 3 milliarder år. I en periode på mer enn en milliard år var de dominerende på kloden, og fotosyntesen førte gradvis til en oksygenholdig atmosfære. Cyanobakterier omfatter ca 200 slekter og ca. 2000 arter. Norges blågrønnalgeflora er mangelfullt undersøkt, særlig mht marine arter, og det er ikke grunnlag for å oppgi hvor mange arter vi har. I en nylig revisjon fra De britiske øyer regnes det i alt med 360 arter (terrestre + ferskvann + marine). Artsavgrensningen er spesielt komplisert på grunn av stor grad av miljøbestemt formvariasjon (fenotypisk plastisitet), og mangel på kjønnet formering utelukker krysningsforsøk. Mange arter er kosmopolitiske og har vide toleransegrenser overfor miljøfaktorer som temperatur og saltholdighet. En del arter kan vokse både i ferskvann og saltvann. Blågrønnalger er tilstede i de fleste miljøer: saltvann, ferskvann (men sjelden ved pH < 4-5), som plankton og bentos, på jord og fjell og i enkelte ekstreme miljøer som ørkenstrøk, polarstrøk og i varme kilder med temperaturer over 70 °C. Noen arter lever i symbiose med andre organismer (i lav, enkelte moser og høyere planter), andre vokser i kalk og i dyr (endozoisk). Cyanobakterier i symbiose kan bidra med fotosynteseprodukter og i noen tilfeller også ved nitrogenfiksering (se nedenfor). De fleste planktoniske blågrønnalger forekommer i ferskvann, og det er en tendens til økende forekomster i næringsrike (eutrofe) vannforekomster. Særlig om høsten kan det dannes masseoppblomstringer som fører til misfarging og tett ansamling i overflaten. Slike tilstander kalles vannblomst. Noen slekter som er vanlig representert er: *Microcystis, Aphanizomenon, Anabaena og Planktothrix* (*Oscillatoria*). Enkelte arter er giftproduserende (se nedenfor). I marint plankton er det få i norske farvann. I varme farvann forekommer for eksempel *Trichodesmium* (*Oscillatoria*) *erythraeum* som kan farge vannet rødt ved oppblomstringer (Rødehavet). *Nodularia spumigena* kan danne oppblomstringer i Østersjøen og Skagerrak. I picoplankton (<2 µm i diameter) er slektene *Synechococcus* og *Prochlorococcus* vidt utbredt.

I marint bentos er det særlig to habitater som er dominert av cyanobakterier: 1. Langgrunne mudderstrender der det på bunnen er et belegg av blågrønnalger, ofte sammen med diatoméer (kiselalger). Slike samfunn betegnes mikrobielle matter (microbial mats) og har en viktig økologisk funksjon som primærprodusenter og ved å binde sandpartiklene sammen. Karakteristiske representanter er *Microcoleus chtonoplastes*, *Lyngbya aestuarii* og *Spirulina subsalsa*. 2. På fjell i sprøytsonen (supralitoralsonen) langs kysten er det et svart belte som på norsk kalles marbek-sonen. I dette beltet vokser ca 10 ulike arter, den vanligste er *Calothrix scopulorum*. I tillegg vokser det en svart skorpelav som heter *Verrucaria maura* (som for øvrig har en blågrønnalge som fykobiont).

Av terrestre former er særlig arten *Nostoc commune* kjent. Den danner kolonier som er holdt sammen i en slimmasse. I tørr tilstand kan det se ut som et vissent blad, men i fuktig vær sveller det opp til flere cm store klumper. Et folkelig navn på denne arten er skyfall. På fuktig jord og fjell og i bekker finnes en rekke andre blågrønnalger (for eksempel *Stigonema, Pleurocapsa, Scytonema*).

PRAKTISK BETYDNING

GIFTIGE OG ELLERS PROBLEMATISKE CYANOBAKTERIER

Giftproduserende cyanobakterier kan skape alvorlige problemer. Flere arter som forekommer i ferskvannsplankton er giftproduserende og kan ha masseoppblomstringer som gjør vannet udrikkelig og fører til fiskedød. Et annet problem for vannforsyningen er at enkelte arter danner stoffer (sekundære metabolitter) som gir lukt og smak til vannet. Et slikt stoff er GEOSMIN som gir en muggen, jordaktig lukt.

Det er flere grupper av algegifter, noen gir leverskader (hepatotoxiner) og er sykliske peptider. Eksempler er MICROCYSTIN som produseres av *Microcystis aeruginosa*, og brakkvannsarten *Nodularia spumigena* som danner NODULARIN.

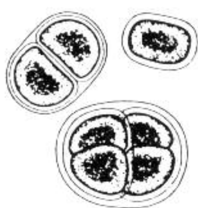
En annen gruppe algegifter er neurotoksiner (paralytisk). Kjemisk hører disse til alkaloidene, og eksempler er ANATOXIN fra *Anabaena flos-aquae* og SAXITOXIN som er kjent fra *Aphanizomenon flos-aquae* (artsnavnet *flos-aquae* betyr direkte oversatt vannblomst). SAXITOXIN er for øvrig også kjent som giftstoff hos noen dinoflagellater (*Alexandium*). *Planktothrix* (*Oscillatoria*) *rubescens* og *P. mougeoti* danner regelmessige oppblomstringer i noen norske innsjøer (for eksempel Steinsfjorden), og produserer hovedsakelig hepatotoksiner, men også neurotoksiner.

BRUK
Den vidt utbredte slekten *Spirulina* (inkl. *Arthrospira*) kan i enkelte tropiske innsjøer i Afrika danne store flak på bunnen. Disse har tradisjonelt vært samlet og spist. I dag dyrkes også *Spirulina* i massekulturer og kan kjøpes i helsekostforetninger. Algen har spesielt høyt proteininnhold (ca 50 %). Nitrogenfikserende cyanobakterier brukes på rismarken i Øst-Asia som en form for nitrogengjødsling, og kan føre til betydelig økt risproduksjon uten bruk av kunstgjødsel. Vannbregnen *Azolla* som lever i symbiose med N-fikserende cyanobakterier, brukes også til samme formål.

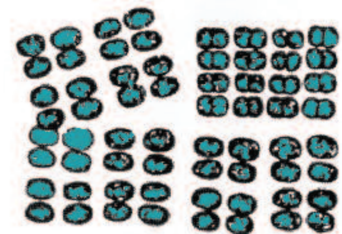
UTVALGTE EKSEMPLER I SYSTEMATISK REKKEFØLGE
Blågrønnalgesystematikk er spesiell på den måten at i mikrobiologien behandles disse organismene under "The International Code of Bacteriological Nomenclature", mens i botanikken følges "International Code of Botanical Nomenclature". Det kan føre til at samme organisme i noen tilfeller kan opptre med ulike navn, og kriteriene og kravene for beskrivelse av nye arter er ulike.

Orden CHROOCOCCALES

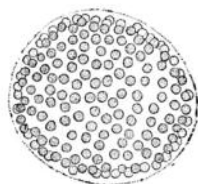
Synechococcus og ***Prochlorococcus***
Representanter for begge disse slektene er morfologisk like og hører til picoplankton (<2µm i diameter), og har form som korte staver. *Synechococcus* fins både i ferskvann og saltvann, mens *Prochlorococcus* er marin. Den siste mangler fykobiliner, og inneholder både klorofyll *a* og *b*, derfor kan de to slektene skilles ved epifluorescensmikroskopi.



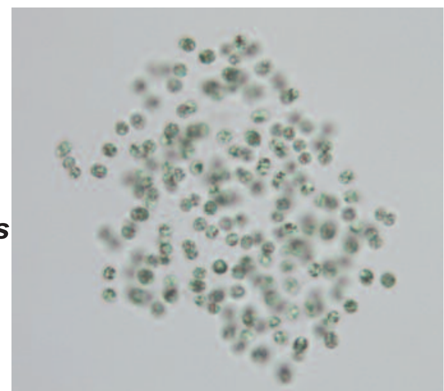
Chroococcus
Kjennes ved at cellene henger sammen i kolonier med 2-8 halvkuleformete celler



Merismopedia Danner regelmessige, flate kolonier der cellene danner rekker som står vinkelrett på hverandre.



Coelosphaerium
Danner hule, kuleformete kolonier der cellene dekker overflaten som ett cellelag.



Microcystis
Uregelmessige, store kolonier med et stort antall små, runde celler (4-6 µm), hos planktoniske former ofte med tallrike gassvakuoler.

Microcystis aeruginosa

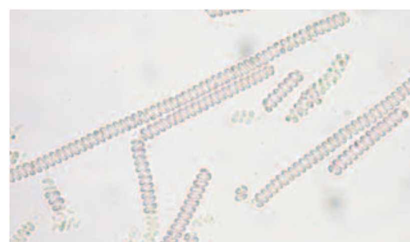


Chamaesiphon
Vanlig epifytt på vannplanter.
Cellene har form som et kremmerhus,
og har ofte eksosporer
som avsnøres fra enden.



Orden OSCILLATORIALES

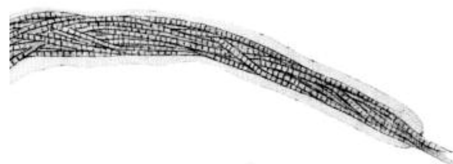
Oscillatoria
Mange arter i plankton og bentos, de rent planktoniske skilt ut i slekten *Planktothrix.* Trichomer er uten slire. Trichomtykkelse og endeavsnittets utforming er bl.a. viktige karakterer i artsystematikken.



Spirulina
Korketrekkeraktig snodde trichomer der tverrveggene ikke er synlige. Ofte med tydelig egenbevegelse.

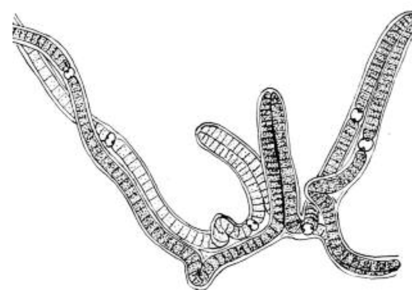


Lyngbya
Med mer eller mindre tykk slimslire, en nærstående slekt er *Phormidium* som har tynne trichomer og utydelige hylster.

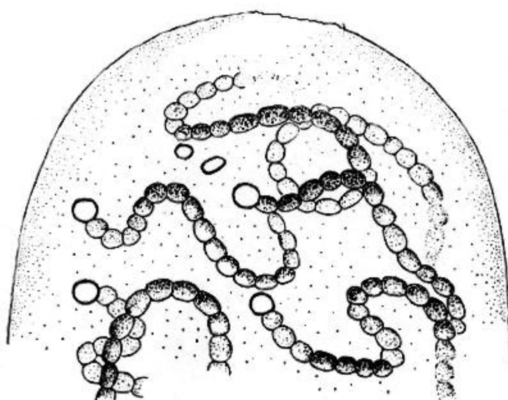


Microcoleus
Har mange trichomer innenfor en felles slire

Orden NOSTOCALES



Scytonema
Har en fast slimslire som ofte er brunfarget (scytonemin) og falsk forgrening

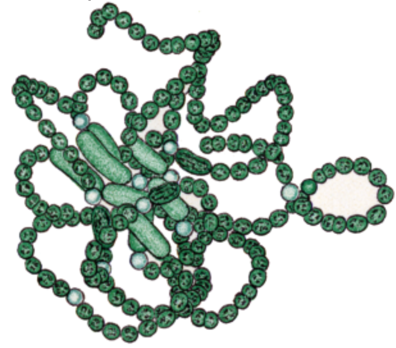


Nostoc
Ugrenete, krumbøyde trichomer med runde celler. Et stort antall trichomer ligger i en felles geléaktig masse

Anabaena

Trichomer og celleform som hos *Nostoc*, men trichomene forekommer enkeltvis, ikke i en felles gelémasse. Ofte akineter og heterocyster. Nærstående slekt er *Nodularia* som har celler om er mye korter enn brede.

Anabaena flos-aquae

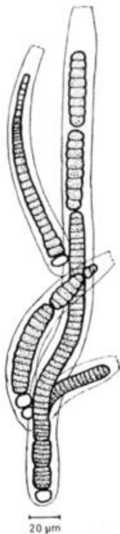


Aphanizomenon flos aquae



Aphanizomenon

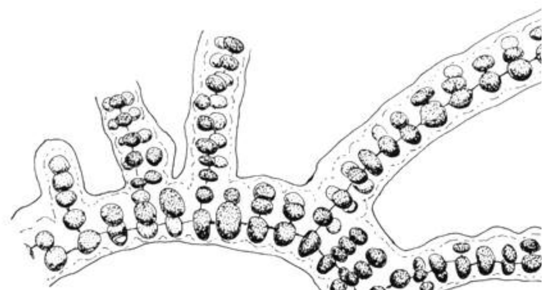
Trichomene danner fnokker, avsmalnende mot enden.



Calothrix

Trichomer med en eller flere heterocyster i den basale enden og tydelig avsmalnende, ofte trukket ut i et hår i den terminale enden.

Calothrix scopulorum



Stigonema

Enkelte arter blir cm-store.
Ingen marine arter, noen som fykobiont i lav.

EUKARYOTA

Phylum RHODOPHYTA - rødalger

omfatter 8 klasser*: **BANGIOPHYCEAE** (ca 3 % av artene) og **FLORIDEOPHYCEAE** (ca 97 % av artene) behandles her.

*En liten gruppe av encellete rødalger som lever i ekstremt miljø (varme kilder, 55°C, pH 2-4) danner en separat utviklingslinje som nå ofte skilles ut som egen klasse (**Cyanidiophyceae**)

KARAKTERISTISKE TREKK

Tilstandsform/morfologi: Innen (**B**angiophyceae) encellete, enkle filamenter og tynt bladaktige former (1-2 cellag); innen (**F**lorideophyceae) ingen encellete, men uniseriate, forgrenete filamenter og pseudoparenkymatiske alger av ulik form

Cellevegg: Cellulose nærmest cytoplasma, hovedbestanddel er galactaner (agar, karragenan), noen forkalket

Vekst: Hos (**B**) vanligvis diffus vekst, uten pore-forbindelse ("PIT CONNECTION") mellom cellene; hos (**F**) alltid apikal vekst, med pore-forbindelser mellom mor-dattercelle.

Flageller: Aldri tilstede (heller ikke centrioler)

Formering/livssyklus: Kjønnet formering alltid en form for oogami; hos (**F**) spesielt utformet eggcelle (karpogon med trichogyne), hos **B** lite differensierte kjønnsceller. Livssyklus komplisert diplo-haplontisk med tre faser: gametofytt (n), gonimokarp (2n, på hunnplanten) og tetrasporofytt (2n). Gametofytt og tetrasporofytt kan være morfologisk like (isomorf livssyklus) eller ulike (heteromorf livssyklus).

Kloroplaster: Hos (**B**) én kloroplast pr. celle, med pyrenoide; hos (**F**), mange kloroplaster pr. celle, uten pyrenoide

Pigmenter: Fotosyntesepigmenter: klorofyll *a* + fykobiliner + karotenoider

Opplagsnæring: Floridéstivelse (α-1,4 glucan) som korn i cytoplasma

Forekomst/voksesteder: Hovedsakelig marint bentos fra fjæra til de største voksedyp for alger. I Norge omlag 210 marine arter og 15-20 i ferskvann. Enkelte marine arter vokser som fargeløse parasitter på andre rødalger. Noen encellete forekommer i ekstreme miljøer, varmekilder med lav pH (**C**).

Økonomisk utnyttelse: Rødalgenes cellevegg-polysakkarider (KARRAGENAN, AGAR) er gjenstand for betydelig industriell utnyttelse, akkurat som brunalgenes alginat. Egenskaper og anvendelser er mye de samme, dvs. som fortykningsmiddel, geldanner, og hjelpestoff i en lang rekke produkter i næringsmiddel og farmasøytisk industri. *Porphyra* (NORI) brukes som menneskeføde, spesielt i Øst-Asia, og dyrkes i stor skala

Rødalgene omfatter i alt ca. 700 slekter og ca. 5000 arter som fordeles på to klasser: Bangiophyceae (ca 3 % av artene) og Florideophyceae (ca 97 % av artene). I Norge er det ca 210 marine og 15 - 20 arter i ferskvann. Rødalgene utgjør en homogen og klart avgrenset gruppe av eukaryoter med en lang utviklingshistorie som går mer enn 1 milliard år tilbake. Kloroplastene har oppstått ved primær endosymbiose av en cyanobakterie (se figur i innledning). Mitokondriene hos rødalger har flate cristae (som innen Chlorophyta, mens de fleste andre algegrupper har tubulære cristae). Mitosen er lukket hos rødalger (dvs. kjernemembranen bibeholdes under mitosen). En spesiell struktur (som kalles polarringer) har en tilsvarende funksjon som centrioler og organiserer spindelen under kjernedelingen.

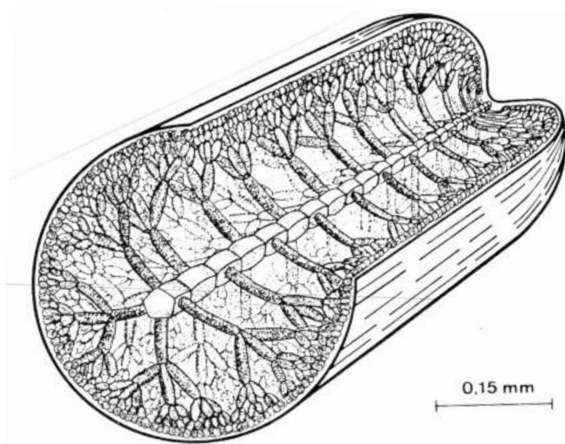
TILSTANDSFORMER / MORFOLOGI

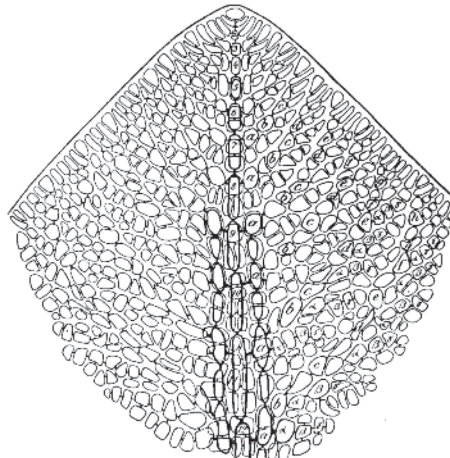
Encellete rødalger er bare kjent fra klassen Bangiophyceae, som har noen få encellete representanter, bl.a. en art i marint plankton (*Rhodella maculata*), de øvrige er enkle filamenter og tynt bladaktige former (1-2 cellelag). Innen klassen Florideophyceae er det ingen encellete, og tallus består av uniseriate filamenter eller tallus er pseudoparenkymatisk bygget med ulik form, bladaktig, skorpeformet, buskaktig etc. Gjennomgående er rødalger småvokste, de største inntil en meter høye. Av de pseudoparenkymatiske rødalgene er det to hovedtyper av tallus-konstruksjon:

1. uniaksial bygning (sentralaksetypen)

Tallus er bygget opp rundt en hovedakse. Denne har tettstilte sidegrener som slutter seg sammen til et falsk cellevev (pseudoparenkym). Grenene kan ligge i ett plan, og algen blir bladliknende. Eller grenene kan gå ut i alle retninger og bli til mer eller mindre tykke, runde skudd. Ved mikroskopering vil en hos uniaksiale rødalger kunne se sentralaksen eller dens toppcelle.

Uniaksial, sylindrisk

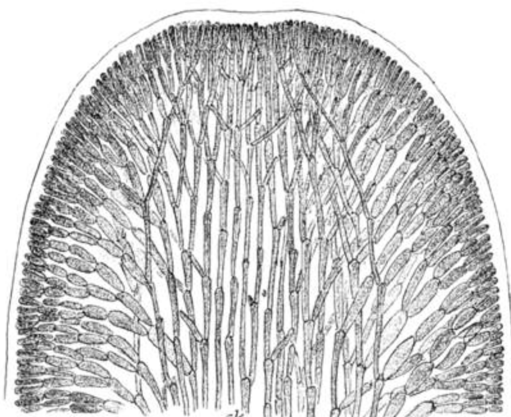


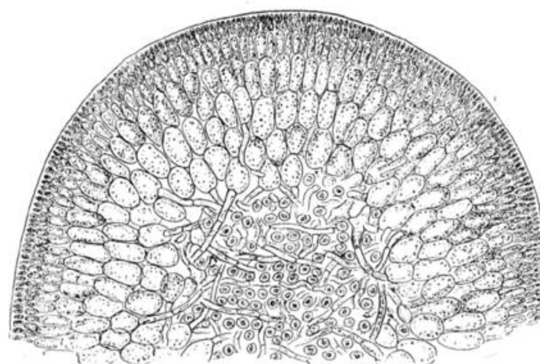


uniaksial, bladakktig

2. multiaksial bygning

Tallus består av et system av flere grener som slutter seg sammen til et falsk cellevev (pseudoparenkym). På samme måte som hos de uniaksiale rødalger, kan tallus bli bladliknende eller bestå av mer eller mindre tykke grener eller bli skorpeformet. Ved mikroskopering er det ingen tydelig toppcelle.





multiaksial

CELLEVEGG
Hos rødalger består celleveggen av cellulose nærmest cytoplasma, mens det meste av vegg-substansen består av sulfaterte galaktaner (galaktose-polymer). Dette gir mange rødalger en myk til bruskaktig konsistens. Vegg-polysakkarider fra rødalger er gjenstand for kommersiell utnyttelse (for eksempel agar, karragenan, se nedenfor). Enkelte rødalger, og alle rødalger i ordenen Corallinales (kalkalger) har forkalket cellevegg (kalsiumkarbonat).

VEKST
Med få unntak har rødalger apikal vekst (toppcellevekst). Da skjer tilveksten ved at toppcellene deler seg og avsnører datterceller nedover til en cellerekke. Unntakene fra apikal vekst gjelder hovedsakelig innen klassen Bangiophyceae, der de aller fleste har diffus vekst (dvs. en hvilken som helst celle kan dele seg). Med apikal vekst dannes ved hver celledeling en pore-forbindelse (pit connection) i tverrveggen mellom to nabo-celler. Tverrveggen lukker seg ikke helt, og det dannes en rund åpning som etter hvert lukkes av en propp (pit plug) som består av proteiner og polysakkarid.

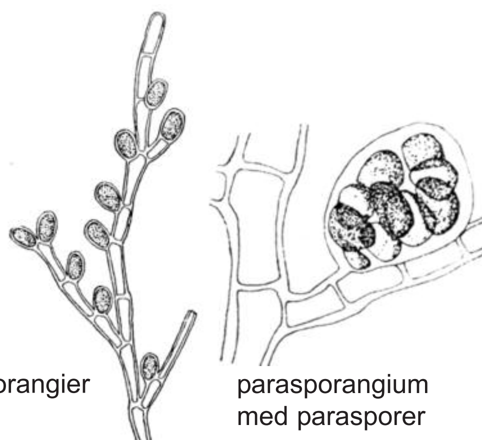

poreforbindelse "pit-connection"

Poreforbindelsen til naboceller gjør at man kan studere rødalgers anatomi ved å følge de enkelte cellerekker (filamenter) gjennom poreforbindelsene (som ofte må farges for å være synlige i lysmikroskop). Det har vist seg ved detaljerte studier av poreforbindelser i elektronmikroskop at det blant rødalgene kan skilles mellom ulike typer. Typen av poreforbindelse er en viktig systematisk karakter i rødalgesystematikk på ordensnivå.

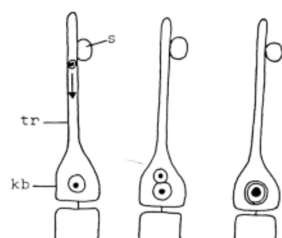
FLAGELLER
Det er aldri påvist flageller hos noen rødalge (heller ikke centrioler).

FORMERING
VEGETATIV FORMERING
På grunn av rødalgenes toppcellevekst (apikal vekst), har de stor regenerasjonsevne fra fragmenter der topp-cellene fortsatt er delingsdyktige. Dette utnyttes bl.a. ved kommersiell massedyrking av enkelte rødalger (bl.a. for AGAR) ved stadig oppkutting av algene i mindre frag-menter som hver kan vokse videre til et nytt individ. Flere rødalger i norsk flora opprettholder bestander ved vegetativ formering, og er aldri funnet som kjønnsplanter.

UKJØNNET FORMERING skjer ved sporedannelse, der sporene vokser opp til samme individtype. Hvis det dannes bare en spore i hvert sporangium, kalles det monosporangier (forekommer særlig innen klassen Bangiophyceae). Parasporangier inneholder 15-30 sporer som spirer til nye individer med parasporangier.


monosporangier
parasporangium med parasporer

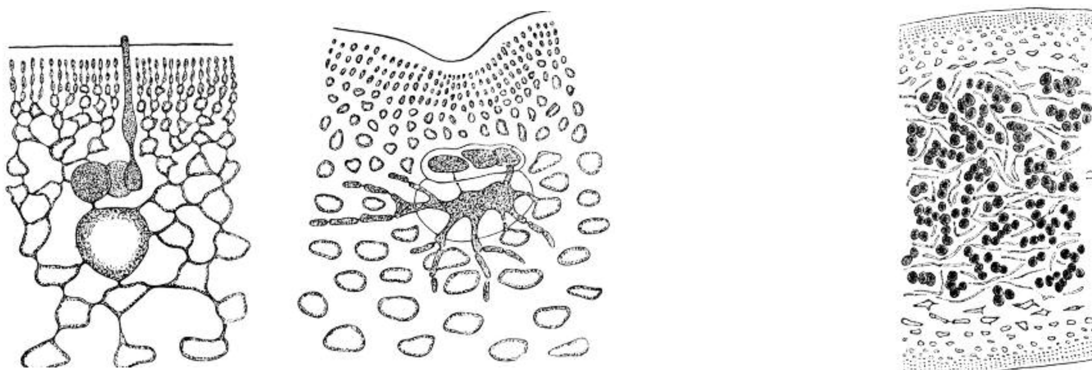
KJØNNET FORMERING hos rødalger er høyt spesialisert, og det benyttes egne termer for å beskrive den. I klassen Florideophyceae er kjønnet formering kjent hos de aller fleste familier, men bare hos noen få representanter for klassen Bangiophyceae (bl.a. *Porphyra* og *Bangia*). I alle tilfeller skjer den kjønnete formeringen ved oogami, der en hannlig gamet (uten flageller og kalles SPERMATIE) fusjonerer med en eggcelle (KARPOGONIUM). I klassen Florideophyceae er karpogoniet utformet som en langhalset kolbe der cellekjernen er lokalisert i bunnen (karpogonbuken), mens den langstrakte delen (TRICHOGYNEN) fanger opp spermatier (s).



karpogon (eggcelle) består av trichogyne (tr) og karpogon-buk (kb)

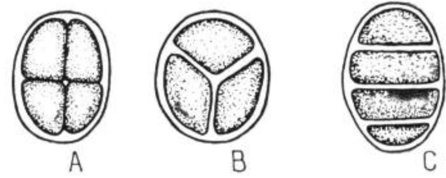
Karpogonet sitter vanligvis i enden av en kort gren (kapogon-gren), som ofte har et konstant antall celler innenfor en orden (for eksempel 3-4 i orden Ceramiales). Cellekjernen fra en spermatie trenger inn i trichogynen og transporteres ned i karpogon-buken der den smelter sammen med eggkjernen til en zygotekjerne. Den videre utviklingen etter befruktningen følger et fastlagt mønster som er forbløffende konstant innenfor de enkelte familier/ordener av rødalger, og varierer på en systematisk måte mellom ordener og på høyere systematisk nivå. Den detaljerte utviklingen etter befruktningen hos rødalger utgjør derfor en av de grunnleggende karakterer som klassifikasjonen bygger på. I hovedtrekk fører utviklingen etter befruktingen til at den diploide zygoten ikke frigjøres fra hunnplanten (som hos de fleste andre alger), men utvikler seg til noen diploide filamenter på/i hunnplanten (gonimoblaster) som til slutt resulterer i at mange av cellene i enden av filamentene omdannes til sporangier som hver frigjør en diploid spore (karpospore). Én enkelt befruktning kan altså føre til dannelse av flere tusen karposporer (som er genetiske kopier av zygoten). Hele det sporedannende grensystemet som utvikler seg på hunnplanten etter en befruktning kalles en gonimokarp. Det har vær foreslått at denne typen av "zygote-forsterkning" hos rødalger kan ha utviklet seg som en kompensasjon for mangel på flagellerte gameter. Hos en del rødalger utvikler hunnplanten et beskyttende hylster rundt gonimokarpen, en perikarp (se under slekten *Polysiphonia* nedenfor). De diploide karposporene frigjøres, synker til bunns og spirer til et diploid individ.

Figurene nedenfor viser forholdene hos Krusflik (*Chondrus crispus*) før og etter befruktning. En 3-cellet karpogongren dannes fra en stor bærecelle. Trichogynen stikker så vidt utenfor algen. I figuren i midten er den diploide zygotekjernen blitt overført til den store cellen (auxiliarcelle) og fra denne vokser det ut gonimoblaster, som til sist danner tallrike karposporer (fig. til høyre).



Ulike typer av livssyklus hos rødalger bestemmes av karposporenes videre utvikling. Den vanligste er *Polysiphonia*-typen av livssyklus som er nærmere beskrevet nedenfor. De diploide karposporene spirer til et nytt diploid individ som kalles tetrasporofytt. På dette individet dannes det tetrasporangier der meiosen skjer og fire haploide sporer kommer ut av hvert sporangium. De fire sporene gir opphav til hhv to hannplanter og to hunnplanter. Derved er livssyklus gjennomført: gametofyttstadiet (hunn+hann) med utvikling av gonimokarp på hunnplanten og dannelse av diploide karposporer. Karposporene gir opphav til en selvstendig tetrasporofytt- generasjon, som produserer tetrasporer etter en meiose. Tetraporene utvikler seg til nye gametofyter (hunn+hann). Karakteristisk for *Polysiphonia*-typen av livssyklus er at tetrasporofytten og gametofytten er morfologisk like (isomorf). Det finnes også mange rødalger som har en heteromorf livssyklus. Da har gametofytten og tetrasporofytten helt forskjellig morfologi. Et eksempel er gitt under slekten *Bonnemaisonia* nedenfor. Kjønnet formering og livssyklus hos rødalger spiller en viktig rolle for klassifikasjonen fordi det er karakterer som er konservative og kan avledes fra opprinnelige grunntyper. Det er mange variasjoner som kan forklares ved avvik fra grunntypene, f. eks. bortfall av meiose, partenogenese (utvikling uten befruktning). Typen av livssyklus kan også ses i lys av økologiske tilpasninger. For eksempel er forekomsten av alger med en heteromorf livssyklus mer vanlig i områder med store sesongvariasjoner i klimaet (høye breddegrader). De to faser i livssyklus (gametofytt-sporofytt) er tilpasset ulike årstider, og generasjonsvekslingen styres av miljøfaktorer som daglengde og temperatur.

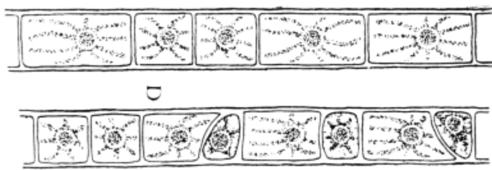
Av tetrasporangier er det tre hovedtyper hos rødalger som stort sett er konstant innen orden/familie: tetrasporangiene som inneholder fire sporer er resultatet av en meiose, og avhengig av delingsplan kan det skilles mellom følgende typer:



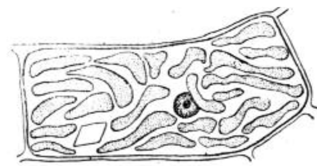
A. Korsdelt B. tetraedrisk delt C. tverrdelt

KLOROPLASTER

Innen Bangiophyceae er det bar én kloroplast per celle. Denne er plassert sentralt i cellen og har en lappete form (stjerneformet) og én pyrenoide.
Kloroplastene mangler pyrenoide i klassen Florideophycidae, med unntak av noen få representanter.
Her er det også mange kloroplaster i hver celle, og formen er skiveformet eller langstrakte bånd, og lokalisert langs celleveggene (parietalt).



Celler med én stjerneformet kloroplast
Med en pyrenoide(klasseBangiophyceae)



Celle med mange kloroplaster
uten pyrenoide (klasse Florideophycidae)

PIGMENTER

Rødalger har de samme fotosyntesepigmenter som cyanobakterier: klorofyll *a* + fykobiliner (fykoerythrin, allofykocyanin og fykocyanin). Fykobilinene er lokalisert i ultrasmå korn (fykobilisomer) på thylakoidenes overflate slik som i Cyanophyta og innen Glaucophyta. De vanligste karotenoider er α- og ß-karoten, lutein, zeaxantin, anteraxanin,violaxantin. Algene farge bestemmes av de relative mengder av de ulike pigmentene. Mange rødalger i ferskvann har ofte lite av det rød fykoerythrin, og får en blågrønn farge. Noen få rødalger er parasitter og mangler fotosyntesepigmenter.

OPPLAGSNÆRING

FLORIDÉSTIVELSE (α-1,4 glucan) som korn i cytoplasma.

FOREKOMST/VOKSESTEDER

Rødalgene er hovedsakelig utbredt i marine områder og har flest arter i varme farvann. I Norge er det ca 210 marine arter og 10-15 arter i ferskvann. Noen få rødalger er uten fotosyntese og vokser som parasitter på andre rødalger. De fleste av disse (85%) er såkalte ADELPHOPARASITTER dvs. at de vokser på arter som står systematisk nær (samme familie). Noen få encellete rødalger kan forekomme i plankton (f. eks. *Rhodella maculata*), for øvrig er de bentiske og vokser fra fjæra og ned til ca 50 m dyp langs norskekysten (i havområder med spesielt klart vann, som ved Bahamas, er det funnet bentosalger ned til ca 260 m dyp). De fleste rødalgene er småvokste, bladliknede, skorpeformete eller buskaktige, vanligvis mindre enn 50 cm høye.

ØKONOMISK UTNYTTELSE

Enkelte rødalger er på grunn av deres høye innhold av cellevegg-polysakkarider (KARRAGENAN, AGAR) gjenstand for kommersiell utnyttelse. Egenskaper og anvendelser er mye de samme som brunalgenes alginat dvs. som fortykningsmiddel, geldanner og hjelpestoff i en lang rekke produkter i bl.a. næringsmiddel- og farmasøytisk industri. KARRAGENAN utvinnes i dag først og fremst fra arter av slekten *Eucheuma* (*Kappaphycus*) som dyrkes i stor skala på Filippinene. Av atlantiske arter utnyttes *Chondrus* (krusflik) og går under handelsbetegnelsen irsk mose. KARRAGENAN er spesielt egnet som fortykningsmiddel i melkeprodukter (E 407). Agar ekstraheres mest fra arter av slektene *Gelidium* og *Gracilaria*. Agar og agarose er særlig viktig i farmasøytisk- og i næringsmiddelindustri (E 406), og er uerstattelig som elektroforese-gel i biokjemisk separasjonsteknikk. *Porphyra* (NORI, fjærehinne) brukes som menneskeføde i det daglig kosthold, spesielt i Øst-Asia. Noen arter dyrkes i stor skala, særlig i Japan, Korea og Kina, og *Porphyra* er i dag den viktigste akvakulturorganismen med en produksjonsverdi på 2,5 milliard US $ per år. Algen har vært dyrket i Japan siden 1700-tallet.

Sammenfattet er følgene karakterer de viktigste for rødalgenes klassifikasjon:
1. Detaljer ved kjønnete formeringen (karpogoniets lokalisering og utviklingen etter befruktningen)
2. Talluskonstruksjon (encellet, uniseriat, uniaksial, multiaksial)
3. Forekomst av poreforbindelser og deres finstruktur
4. Type av livssyklus (isomorf, heteromorf, bortfall av tetrasporofytt, bortfall av gonimokarp)
5. Tetrasporangienes delingsmønster
6. Sporenes spiringsmønster

FYLOGENI BASERT PÅ DNA-SEKVENSER

Molekylærgenetiske data har i de senere år fått avgjørende betydning for oppfatninger om slektskapsforhold og systematikk innen rødalger på alle nivåer fra art til klasse (som i andre deler av biologien). Mange områder av rødalgenes tre genomer (kjerne, kloroplast og mitokondrie) er nå mer eller mindre fullstendig sekvensert for et stadig større utvalg av taksa. I hovedtrekk støtter de molekylære analyser opp om den etablerte systematikken basert på karakterene ovenfor, men fortsatt er rødalgesystematikken under revisjon, med en tendens til stadig oppsplitting i flere ordener (og klasser). På artsnivå beskrives stadig nye arter.

UTVALGTE EKSEMPLER I SYSTEMATISK REKKEFØLGE

Klasse BANGIOPHYCEAE

Porphyra

De tynne bladene er ett eller to cellelag tykke. Det er beskrevet ca. 70 arter, og i Norge har vi 6 arter. Den viktigste arten i akvakultur er *P. yezoensis*, som dyrkes i stor skala i Øst-Asia. Livssyklus ble først klarlagt på 1950-tallet og viste seg overraskende å inkludere en diploid fase som er morfologisk helt ulik *Porphyra*-fasen. Denne algen var tidligere beskrevet under et annet navn (*Conchocelis roseum*) og vokser i kalkskjell.

En revisjon fra 2011 har splittet *Porphyra* opp i flere slekter.

Livssyklus:



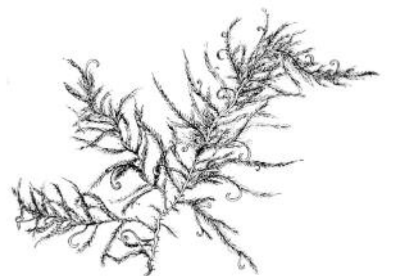
Det bladaktige tallus er gametofytt (n), i tverrsnitt ett cellelag tykt. Når algen blir fertil deler cellene i randen av bladet seg opp i et stort antall spermatier. Disse er små og fargeløse, så de fertile partiene skiller seg ut som en gul-hvit rand. Karpogonet (eggcellen) skiller seg lite fra vegetative celler (figur i midten). Fertile partier med karposporer fremtrer som mørkerøde. Det fins både monøsiske og diøsiske arter. Etter befruktningen deler zygoten seg i et lite antall karposporer (2n). Karposporer som slår seg ned på et kalkskjell (f.eks på innsiden av et dødt østersskall), har evne til å trenge inn i kalken, og utvikler seg der til noen forgrenete uniseriate tråder. Under bestemte miljøbetingelser (daglengde <10 timer, og temperatur < ca. 20 °C), dannes en type sporer (conchosporer) som spirer til en ny gametofytt. Meiosen skjer under sporens spiring. Både *Porphyra*-fasen og *Conchocelis*-fasen kan også formere seg ukjønnet ved monosporer.

Klasse FLORIDEOPHYCEAE

Orden BONNEMAISONIALES

Bonnemaisonia hamifera (krokbærer) - " *Trailliella intricata* " (rødlo)

De to fasene i livssyklus er helt forskjellige morfologisk (heteromorf livssyklus). Krokbærer er pseudoparenkymatisk (uniaksial type), mens rødlo består av uniseriate, forgrenete tråder. Rødlo representerer tetrasporofytten (2n), mens krokbærer er gametofytt (n).
De to fasene i livssyklus ble beskrevet som distinkte arter og gitt egne navn, *Bonnemaisonia hamifera* er det gyldige. Rødlo er en av våre vanligste rødalger langs det meste av kysten. Den kjennes lett i mikroskop på kjertelceller som dannes i hjørnet mellom vegetative celler. Kjertelcellene inneholder bromerte organiske forbindelser som gir algen beskyttelse mot å bli beitet og mot epifytter. Krokbærer er meget sjelden.


krokbærer (n)


rødlo (2n)

Orden CORALLINALES

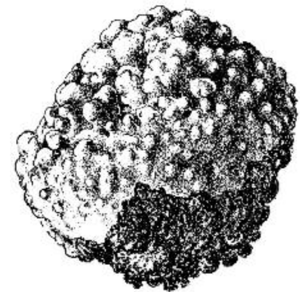
Corallina officinalis - krasing



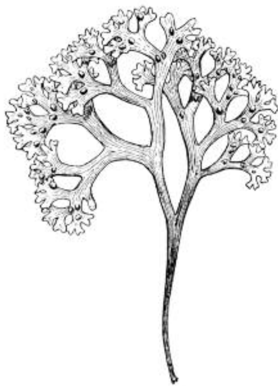
Kalkalgene er en klart avgrenset orden innen rødalgene med forkalkete cellevegger. Krasing er leddet og består av forkalkete partier (INTERGENICULAE) som er atskilt av ikke-forkalkete partier (GENICULAE). Algen danner stive opprette grener. Det latinske artsnavnet *officinalis* indikerer at arten har vært brukt som medisinplante. Krasing har vært brukt mot innvollsmark.

Andre kalkalger danner et skorpeformet belegg på fjell og annet underlag. Vanligst nedenfor fjæra er vorterugl

Lithothamnion glaciale



Orden GIGARTINALES

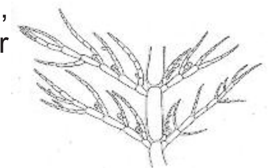


Chondrus crispus - krusflik
vanlig art, blir benyttet som råstoff for KARRAGENAN (E-407)

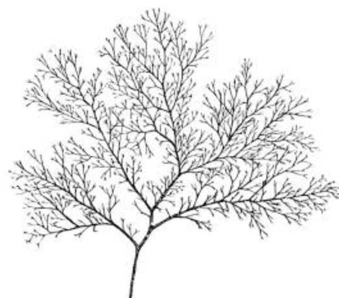
Orden CERAMIALES

familie Ceramiaceae

Scagelia pylaisaei - stor havdun, uniseriat med motsatte sidegrener



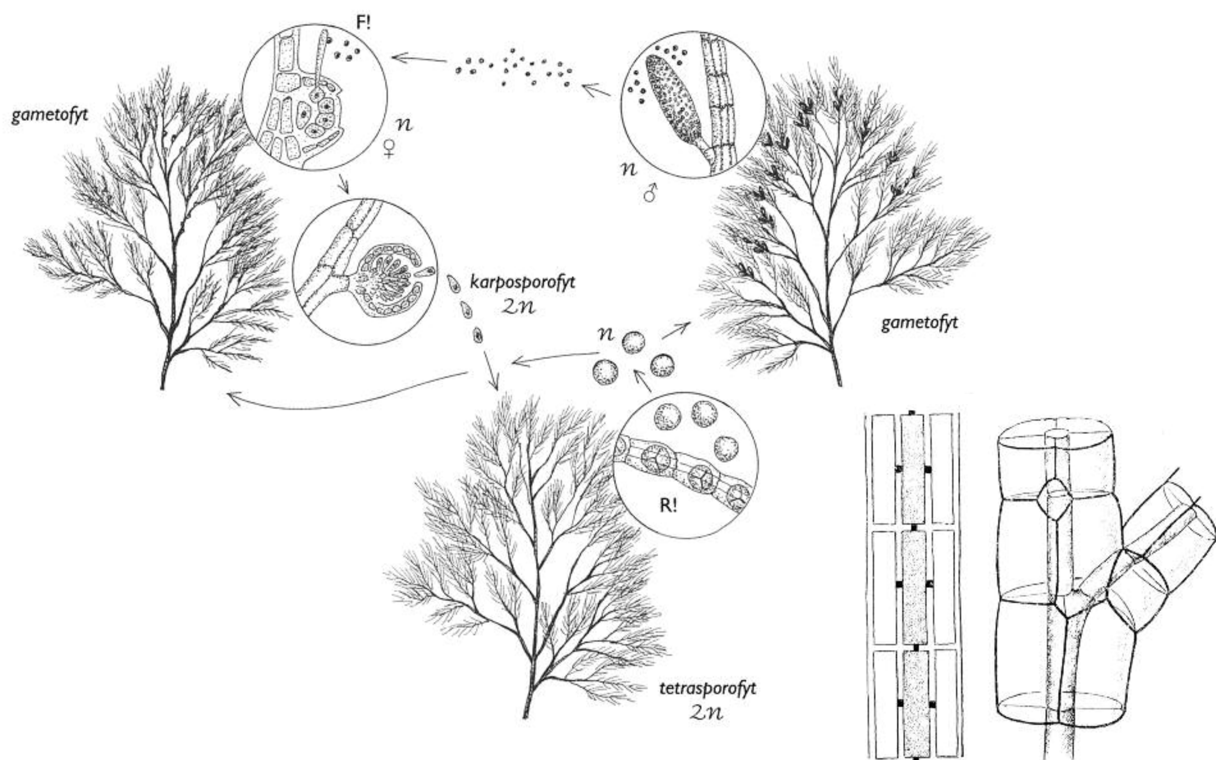
Ceramium - rekeklo
Slekten *Ceramium* er utbredt i alle verdenshav og har mange arter, 8 arter i Norge. Kan lett kjennes igjen på den nokså regelmessige dikotome forgreningen (gaffelgrening)



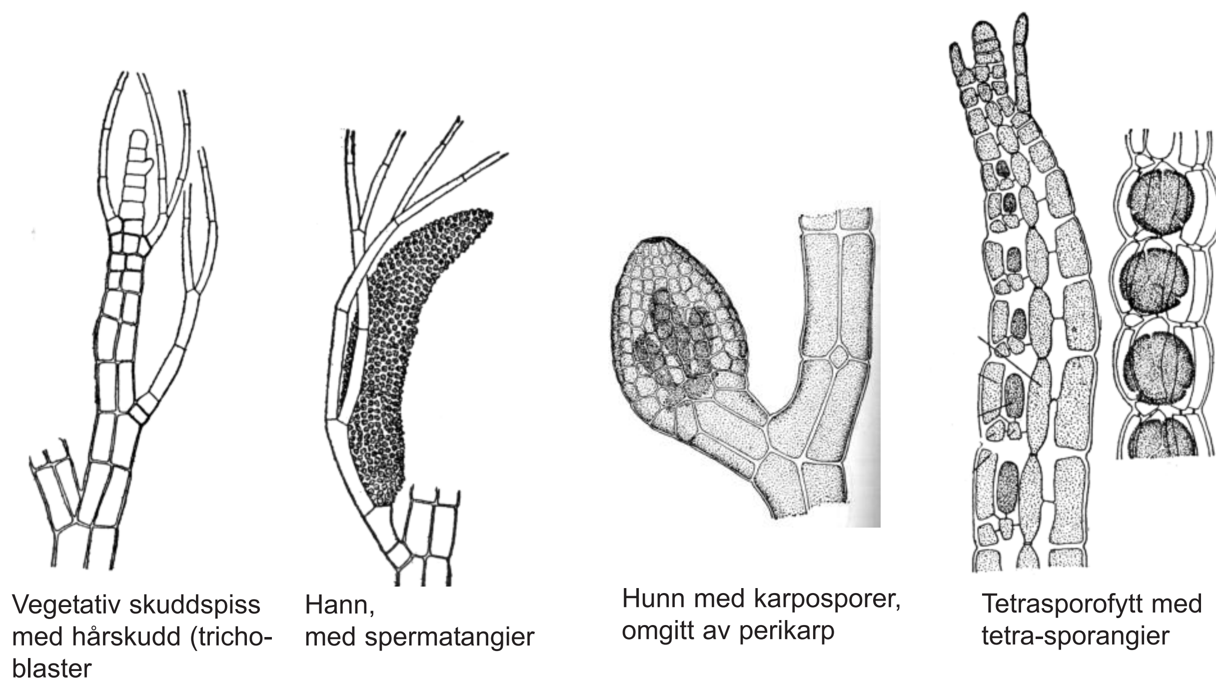


detalj

Polysiphonia **-** dokke. Ved siden av *Ceramium* en av de vanligste rødalgeslekter med et stort antall arter og vid utbredelse, 10 arter i Norge. Artene er uniaksiale med en sentralakse. Hver aksialcelle er omgitt av et bestemt antall periaksialceller som varierer fra art til art. På figuren nedenfor, 4 periaksialceller. Andre kan ha flere, inntil 24 (*P. lanosa*).



Livssyklus hos *Polysiphonia* er lærebokeksemplet på en isomorf, diplohaplontisk livssyklus. Gametofytter (hunn+hann), og tetrasporofytter er morfologisk like. Til høyre oppbygningen skjematisk hos art med 4 periaksialceller. Poreforbindelser mellom sentralakseceller og periaksialceller er indikert.



Vegetativ skuddspiss med hårskudd (tricho-blaster

Hann, med spermatangier

Hunn med karposporer, omgitt av perikarp

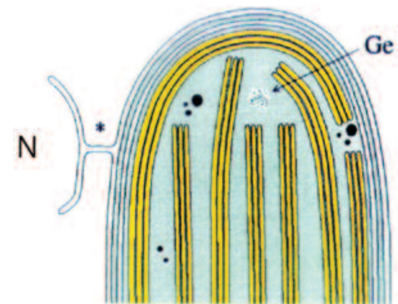
Tetrasporofytt med tetra-sporangier

Phylum OCHROPHYTA

Ochrophyta omfatter mange klasser hvorav de mest artsrike eller dominerende i havet er **BACILLARIOPHYCEAE, COSCINODISCOPHYCEAE** og **PHAEOPHYCEAE**, i ferskvann **CHRYSOPHYCEAE**, **SYNUROPHYCEAE** mens **DICTYOCHOPHYCEAE,** EUSTIGMATO-PHYCEAE, XANTHOPHYCEAE og **RAPHIDOPHYCEAE** har få arter og bare unntaksvis dominerer i planktonet. Klassene BOLIDOPHYCEAE, PELAGOPHYCEAE, PINGUIO-PHYCEAE omfatter stort sett et fåtall marine pico- og nanoplanktonarter, og er ufullstendig kjent.

PHYLUM-KARAKTERER

Tilstandsformer: Éncellede, trådformede til parenkymatiske
Cellevegg: Nakne eller med vegg av karbohydrat eller kisel
Flageller: To ulike flageller; én flimmerflagell og én glatt
Formering: Vegetativ ved todeling (hos éncellede), kjønnet ved isogami, anisogami og oogami
Kloroplaster: Én til mange, gule, gulbrune-gyldne, eller kloroplaster mangler
Pyrenoide: Innbakt i kloroplasten eller stilket
Øyeflekk: Ofte tilstede i kloroplasten hos flagellat-arter
Opplagsnæring: Chrysolaminaran (ß-1,3 glucan), fett o.a.
Ernæring: Autotrofe, mixotrofe og heterotrofe
Forekomst/Voksested: Ferskvann og marint / litoralt, bentisk og planktonisk
Utbredelse: Hav og innsjøer

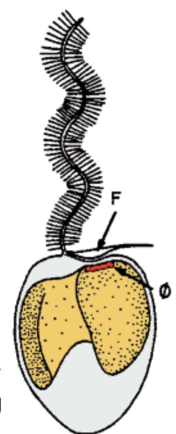


Membranforholdene omkring kjerne og kloroplast hos heterokonte alger (N - kjerne, Ge - genofor)

fra Klaveness upublisert

TILSTANDSFORMER
Phylumet har et stort mangfold og omfatter éncellede arter fra picoplankton(knøttplankton)-størrelse til store bentiske (fastsittende) arter med lengde på over femti meter.

FLAGELLER
Phylumet er karakterisert ved at svømmende stadier har én flimmerflagell og én kort glatt flagell, men den glatte flagellen kan være redusert eller mangle. Eksempelvis er begge flageller omtrent like lange hos *Synura*, den glatte flagellen er kort hos *Ochromonas*, meget kort (klubbeformet) hos *Mallomonas*, og når ikke utover cellemembranen hos *Chromulina*. Dictyochophyceae har flimmerflagell med båndform, og den andre flagellen er oftest redusert til et basal-legeme. Hos Phaeophyceae har svermerne sidestilte, motsattrettede flageller. Hos diatomeer finnes flagell bare hos hannlige gameter i klassene Coscinodiscophyceae og Mediophyceae som har oogami. Denne flagellen er spesiell idet axonemet mangler de sentrale mikrotubuli.



Figuren viser et eksempel på alge med flimmerflagell; *Ochromonas* som også har glatt flagell med lyssensitiv fortykkelse, og øyeflekk (ø) i kloroplasten

fra Norsk kystplanktonflora

KLOROPLASTER
Antallet kloroplaster varierer fra én (som kan ha et smalt midtparti og derved synes som to) til to, tre, seks eller mange. De har generelt tre thylakoider i lamellene, og er omgitt av fire membraner. Pigmentene er klorofyll *a*, og klorofyll *c*, ß-karoten, diatoxanthin, fucoxanthin, i vekslende mengdeforhold.

CELLEVEGG
Flere av klassene har representanter både med og uten cellevegg, hos Chrysophyceae forekommer loricae av cellulose eller kitin. Phaeophyceae har cellevegg av cellulose m. alginat. Bacillariophyceae har alltid kiselvegg ofte kalt kiselskall.

FOREKOMST
De éncellede formene finnes både i ferskvann og marint med Gullalger (Chrysophyceae og Synurophyceae) som viktige i innsjøer og vannreservoarer, diatomeene (kiselalger) spiller en viktig rolle i vårblomstingen i kystvannet og brunalger (Phaeophyceae) er den viktigste komponenten i den litorale algevegetasjonen langs hele kysten.

De viktigste klassene i Ochrophyta er brunalgene (Phaeophyceae), og diatomeene, (Coscinodicophyceae, Mediophyceae og Bacillariophyceae). Langs kysten er brunalgebeltet en økologisk viktig biotop med stor produksjon, mens kiselalgene i våre farvann er hovedprodusentene i planktonet langs kysten og i åpent hav.

Klasse PHAEOPHYCEAE - brunalger

KARAKTERISTISKE TREKK:

Tilstandsformer: Alle er flercellede, uniseriat grenet, pseudoparenkymatisk eller parenkymatisk
Cellevegg: Cellulose som strukturdel, alginat som amorf del
Flageller: To ulike flageller, flagellene er sidestilt, variasjoner finnes (*Fucus, Dictyota*), flagellerte celler bare i forbindelse med reproduksjon
Formering/Livssyklus: Isogami, anisogami og oogami/Isomorf, heteromorf og unigenerat livssyklus
Kloroplaster: Mange runde skiveformete, mange båndformete (*Ectocarpus*), én stor skiveformet (orden Scytosiphonales)
Pyrenoide: Stilket, omgitt av opplagsnæring
Opplagsnæring: Chrysolaminaran (ß-1,3 glucan), mannitol, fett
Ernæring: Autotrofe
Forekomst/Voksested: Bentisk, fjæresonen og sublitoralen
Utbredelse: Marint miljø, noen få i ferskvann
Vekstmåte: Diffus, hårskuddvekst, interkalære meristemer, toppcellevekst

GENERELT
Brunalger er en nesten rent marin gruppe alger hvor 99 % av alle arter lever i havet. Bare noen få slekter er representert i ferskvann. I Norge forekommer det bare to ferskvannsbrunalger, begge er sjeldne (*Heribaudiella fluviatilis* - en skorpe som vokser på stein og fjell i bekker, og *Pleurocladia lacustris* - en trådformet alge som også kan finnes i brakkvann). På verdensbasis regner en med at det finnes rundt 1500 arter brunalger, fordelt på 265 slekter. I Norge har vi rundt 175 arter fordelt på 80 slekter.

Brunalgene er en kaldtvannsgruppe - antall arter øker mot høyere bredegrader. Dette finner sted både på den sørlige og på den nordlige halvkule. Man kan bruke et forholdstall mellom antall arter rødalger og antall brunalger for å gi en karakteristikk av floraen. I tropene er forholdstallet ca 5, på vestkysten av Norge ca 1,2 og i Nord-Norge < 1.

Biomassemessig sett er brunalgene i våre farvann den klart dominerende gruppen. I fjæra (litoralsonen) er det tangartene som dominerer og på dypere vann (sublitoralen) dominerer tareartene. Stortare (*Laminaria hyperborea*) er vår mest dominante tareart, denne danner undersjøiske skoger som strekker seg langs hele kysten og dekker et areal på rundt 5000 km^2. Totalt kan det dreie seg om at det finnes i størrelsesorden 50 x 10^6 tonn stortare langs vår kyst. Tareskogene er produktive områder og de er meget artsrike. Tareskoger er oppvekstområder for mye fisk. Stortare utnyttes kommersielt (se under Cellevegg).

Det finnes ingen encellede brunalger. Den enkleste oppbygningen hos brunalger er uniseriate grenete tråder. Brunalger kan være alt fra mikroskopiske former til kjempetare (*Macrocystis pyrifera*) som kan bli opptil 60 meter.

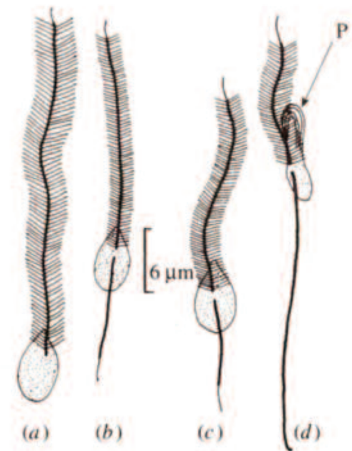
TILSTANDSFORMER:
Som tidligere nevnt er den enkleste oppbygningen hos brunalger en grenet uniseriat tråd. I slike tilfeller vil det aldri opptre lengdedelinger, bare tverrdelinger. Eksempel på slike alger er brunsli (*Ectocarpus* sp.). Om man tenker seg at man tar mange slike tråder og vever dem sammen og pakker dem sammen i en felles intercellulærmasse vil man få en pseudoparenkymatisk oppbygning. Det finnes mange eksempler på en slik oppbygning hos brunalgene - strandtagl (*Chordaria flagelliformis*), tanglo (*Elachista fucicola*), bruntrevl (*Mesogloia vermiculata*) er alle forholdsvis lette å undersøke for oppbygning. Men det kan faktisk være vanskelig å avgjøre om en alge er pseudoparenkymatisk, algene innenfor orden Desmarestiales (kjerringhår) er pseudoparenkymatiske, og her er det ikke like lett å studere oppbygningen.
Et ekte parenkymatisk vev får man når det opptrer lengdedelinger i tallus. Det vil da være delinger på kryss og på tvers slik at det oppstår et ekte cellevev, ett eller flere cellelag tykt. De store brunalgene som tang og tare er eksempler på alger som er parenkymatisk oppbygget.

CELLEVEGG:
Nærmest cytoplasma finnes et tynt lag cellulose. Det meste av celleveggen og intercellulærrommet utgjøres av alginat. Alginat er polymerer av salter til to organiske syrer, L- guluronsyre og D- mannuronsyre. Mengdeforholdet mellom disse to syrene kan variere fra art til art og innen ulike deler av planten. Stivt støttevev og eldre plantedeler er guluronsyrerikt, mens unge deler og bløte plantedeler er mannuronsyrerikt. Alginsyren kan danne vannuløselige salter hvis protonet i syregruppen erstattes med eks. Ca^{++} - man får dannet en gel. Tilsvarende vil det dannes vannløselig alginat med Na^{+} som kation i stedet for H^{+} og man får dannet en viskøs - tyktflytende - løsning. Opptil 20 - 40% av algens tørrvekt kan utgjøres av alginat.
Stortare (*Laminaria hyperborea*) er råstoff for alginatproduksjon i Norge. Hvert år høstes ca 160 000 tonn stortare på strekningen fra Rogaland til Sør - Trøndelag. Algebiomassen fraktes til Haugesund hvor det utvinnes alginat. Tidligere høstet man også grisetang (*Ascophyllum nodosum*) for alginatproduksjon. Produktene brukes til tekstiltrykking, matlaging, ølproduksjon, farmasøytisk industri osv, tilsammen over 1000 anvendelser. E - stoffer med kode 400 - 405 er alginater. Norsk alginatproduksjon er for tiden på amerikanske hender, firmaet FMC har kjøpt det tidligere norske selskapet Pronova Biopolymer.

Forholdet mellom mannuron (M) og guluron (G) syre i forskjellige plantedeler og alger.

M/G forhold	
Laminaria hyperborea stipes	0,45
Laminaria hyperborea lamina	1,20
Ascophyllum nodosum	1,85

FLAGELLER:
Brunalgene har flagellerte stadier bare i forbindelse med reproduksjon, og finnes da som sporer (skal spire opp til en ny alge) eller som gameter (skal smelte sammen med en annen gamet). Den typiske brunalgesvermeren er pæreformet og har to ulike flageller som går ut fra siden av cellen. Den fremre flagellen er besatt med hår (mastigonemata) og er vanligvis den lengste. Den bakoverrettede flagellen er glatt. Unntak finnes - hos tangarter (Fucales) er den bakoverrettede flagellen den lengste. Hos tangartene har dessuten svermerene et vedheng (proboscis) som man regner med er til hjelp for at spermatozoiden (den hannlige gameten) skal kunne feste seg og befrukte egget. Hos algen tvebendel (*Dictyota dichotoma*) mangler den glatte flagellen.



Flagellerte former innen brunalger. a) *Dictyota* spermatozoid, b) *Pylaiella* zoid, c) *Laminaria* spore, d) *Fucus* spermatozoid, P = Proboscis. (Fra van den Hoek, Mann & Jahns 1995).

KLOROPLASTER
Det vanligste hos brunalger er at cellene inneholder mange skiveformete kloroplaster. Disse ligger ofte veggstilt (parietalt) slik at de kan fange opp mest mulig lys. Kloroplastenes utforming kan være til nytte ved bestemmelsen av brunlager. Innenfor orden Scytosiphonales har alle representantene en skiveformet kloroplast pr. celle (f.eks. østerstyv *Colpomenia peregrina*). Runde eller båndformete kloroplaster kan være et hjelpemiddel til å skille nærstående slekter som perlesli (*Pylaiella littoralis*) og brunsli (*Ectocarpus* sp.).



Pylaiella sp., *Hincksia* sp.



Ectocarpus sp.

Brunalgene har klorofyll *a* og *c*. Andre viktige pigmenter er karotenoidet fucoxanthin (et xanthofyll, dvs. et karoten som inneholder oksygen). Dette pigmentet gir brunalgene sin brunfarge. Fargen hos brunalger kan variere fra nesten helt svart (strandtagl - *Chordaria flagelliformis)* til lys brun (grisetang - *Ascophyllum nodosum*). Når brunalgene dør og skylles på land er det ofte fucoxanthinet som brytes ned først. Algen får da en grønn farge som skyldes klorofyllet.

PYRENOIDE
Kloroplasten kan ha en eller flere pyrenoider. Dette er noen proteinstrukturer som hos brunalger sitter utenpå kloroplasten og vi sier derfor at de er stilket. Pyrenoiden er omgitt av de fire kloroplastmembranene. Pyrenoidene fremtrer som sterkt lysbrytende prikker på kloroplastens overflate eller rand. Opplagsnæringen ligger oftest rundt pyrenoiden som en vesikel. Ikke alle brunalger har pyrenoide, den mangler hos de mer avanserte grupper som tang og tare.

FORMERING/LIVSSYKLUS:
Det finnes tre hovedtyper formering hos alger, vegetativ, ukjønnet og kjønnet.

VEGETATIV FORMERING - Dette kan skje ved at algen fragmenterer, og at fragmentene kan vokse opp til nye alger. Et mer spesialisert fenomen er såkalte yngleknopper, (propagule), som er spesialiserte sidegrener som løsner lett og spirer opp til nye individer. I alle disse tilfellene er avkommet genetisk identisk med morplanten.

UKJØNNET FORMERING - Her dannes det sporer i sporangier. Sporene spirer opp til nye alger. Om sporene er resultat av en mitose vil de være genetisk identiske med morplanten. Hvis sporene er resultat av en meiose vil de ha halvert sitt DNA innhold og er haploide. Disse haploide sporene vil spire opp til nye planter som gjerne er en annen fase i en livssyklus.

KJØNNET FORMERING - Ved kjønnet formering dannes gameter i gametangier. Gameter er haploide og smelter sammen til en diploid zygote. Zygoten vil så spire opp til en ny alge.

Ved isogami er gametene like av utseende. Likevel kan den ene typen skille ut duftstoffer som får den andre typen til å komme svømmende. En slik type kalles fysiologisk anisogami. Dette finnes hos brunsli (*Ectocarpus* sp.) hvor den "hunnlige " skiller ut et stoff som heter ectocarpen og som tiltrekker de "hannlige." Et slikt fenomen kan også betegnes for kjemotaksis.

Ekte anisogami er kjennetegnet ved at den ene (hunnlige) er stor og den andre (hannlige) er liten. Begge er imidlertid bevegelige.

Ved oogami dannes store ubevegelige eggceller i oogonier og små bevegelige spermatozoider i anteridier. Også her er kjemotaksis benyttet - oogoniet hos tarearter skiller ut et stoff som får anteridiene til å åpne seg og spermatozoidene til å svømme mot og befrukte egget.

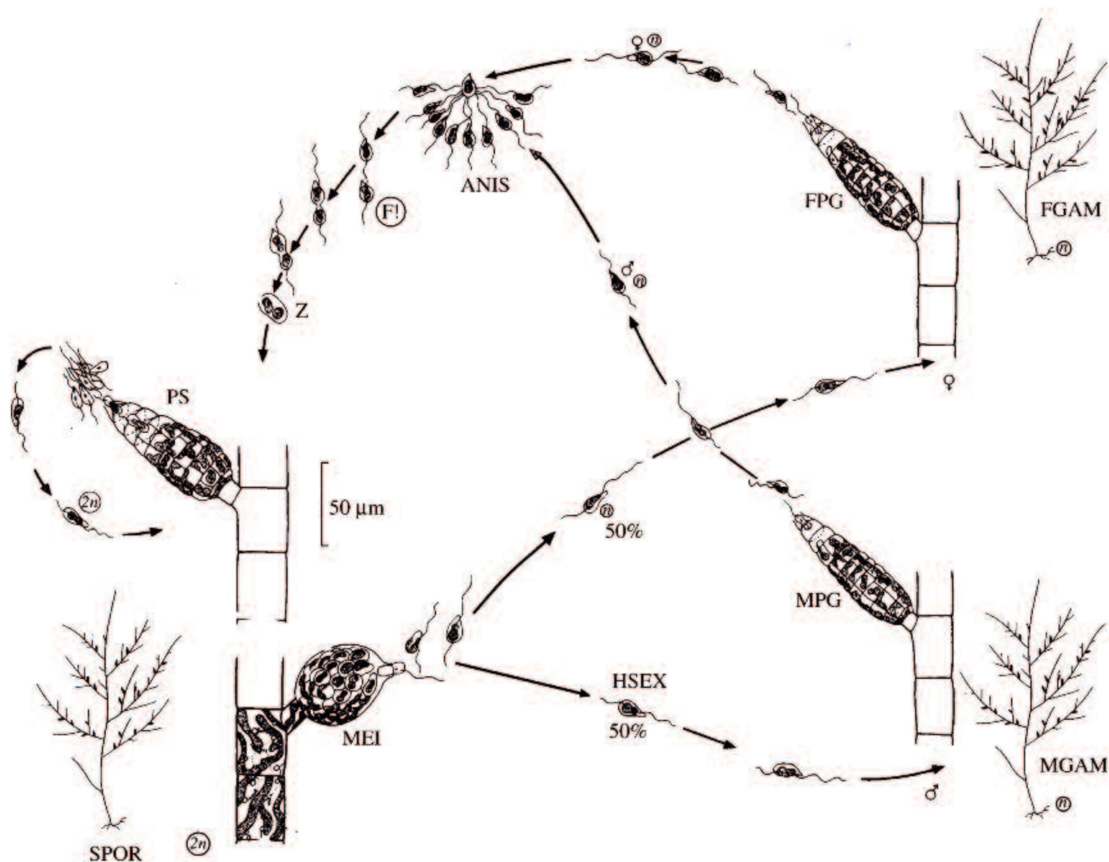
Formeringsstrukturer:
UNIOKULÆRE ZOIDANGIER (termen zoidangier bør benyttes pga da tar man ikke stilling til hvilken funksjon strukturen har, zoid = svømmende celle) danner sporer med utgangspunkt i en meiose. En diploid kjerne resulterer da i 4 haploide datterkjerner. Disse 4 kjernene kan deles videre med mitoser uten at det skjer en oppdeling av morcellen med indre vegger. Alle kjernene (zoidene) blir dermed liggende innenfor i rom (unilokulært = enrommet). De unilokulære zoidangiene sitter på diploide talli.

PLURILOKULÆRE (= flerrommete) zoidangier dannes ved flere mitoser og celledelinger som resulterer i et større antall små rom med hver sin zoid (spore eller gamet). I dette tilfellet har zoidene samme ploidinivå som morplanten. Sitter de plurilokolære zoidangiene på en diploid alge vil zoidene tjene som en ukjønnet formeringsmetode for å oppformere morplanten. Zoidene vil da fungere som sporer. Sitter de plurilokulære zoidangiene på en haploid alge vil zoidene fungere som gameter hvis de smelter sammen med en annen gamet, eller som sporer hvis de spirer opp til nye alger. Det er ikke mulig å se om det dreier seg om gametangier eller om sporangier når det gjelder plurilokulære strukturer, derfor benyttes termen zoidangier (se ovenfor).

Livssyklus:
Hos brunalger er det flere typer livssykluser. De kan begrenses til to hovedtyper, sporisk meiose (meiose medfører dannelse av sporer) og gametisk (meiose medfører dannelsen av gameter). Den sporiske meiosen innebærer et skifte mellom en diploid og haploid generasjon - en diplohaplonsisk livssyklus. I den gametiske er den haploide generasjonen redusert til gameter, denne kalles også derfor for en diplontisk livssyklus (den haploide generasjonen mangler).

Eksempler på livssykluser hos brunalger:

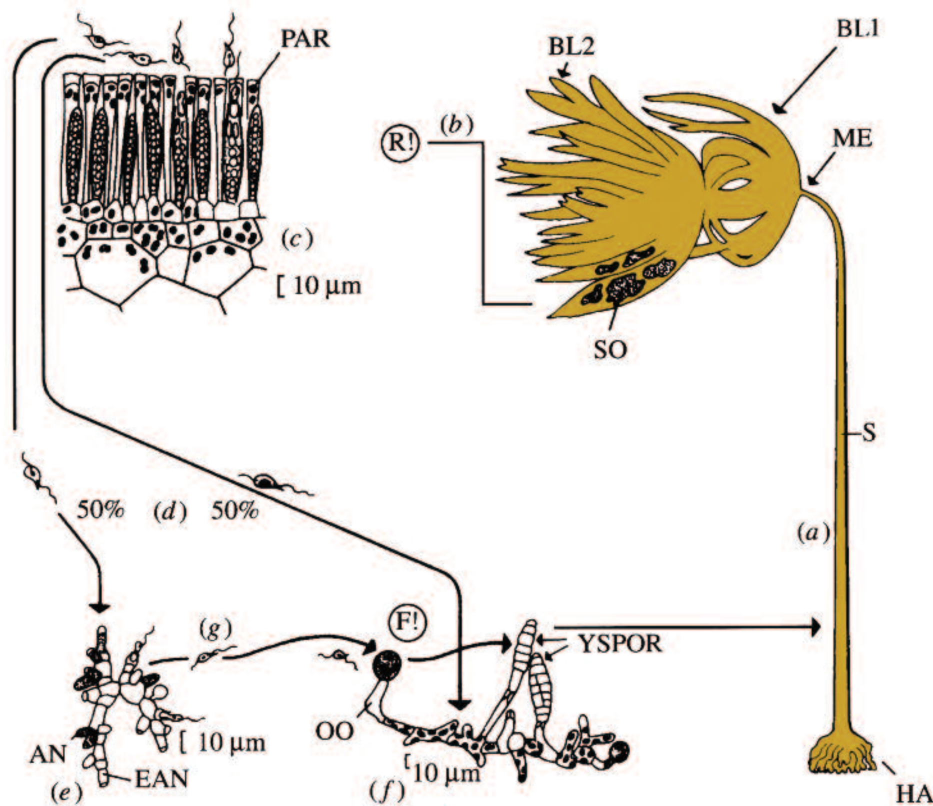
1. *Ectocarpus* typen.
Dette er en livssyklus med sporisk meiose hvor den diploide generasjonen (2n generasjonen) er morfologisk lik den haploide (n generasjonen). Dette kalles for en isomorf (iso = lik, morf = utseende) livssyklus. Det er et mer eller mindre fritt skifte mellom de to generasjonene. Sporofytten (2n generasjonen) kan formere seg ukjønnet ved at det dannes plurikokulære zoidangier som produserer sporer som spirer opp til nye sporofytter. Meiosen skjer i unilokulære zoidangier på sporofytten og de haploide sporene vokser opp til nye haploide alger - gametofytter. Under meiosen blir 50 % til hunner og 50 % til hanner, dette kalles en haplogenotypisk kjønnsbestemmelse. På gametofyttene dannes gameter i plurilokulære zoidangier, som smelter sammen til en diploid zygote som så spirer opp til en ny diploid sporofytt. Dette er en diplohaplontisk isomorf livssyklus med fysiologisk anisogami.



Livssyklus hos brunsli (*Ectocarpus* sp.). SPOR = Sporofytt, MEI = Meiose i unilokolært zoidangium, PS = Plurilokolært zoidangium, F! = Befruktning, ANIS = Fysiologisk anisogami, FGAM = Hunnlig gametofytt, MGAM = Hannlig gametofytt, FPG = Hunnlig plurilokolært zooidangium, MPG = Hannlig plurilokulært zoidangium, HSEX = Haplogenotypisk kjønnsbestemmelse, Z = zygote, n = Haploid, 2n = Diploid. (Fra van den Hoek, Mann & Jahns 1995).

2. Laminariales typen

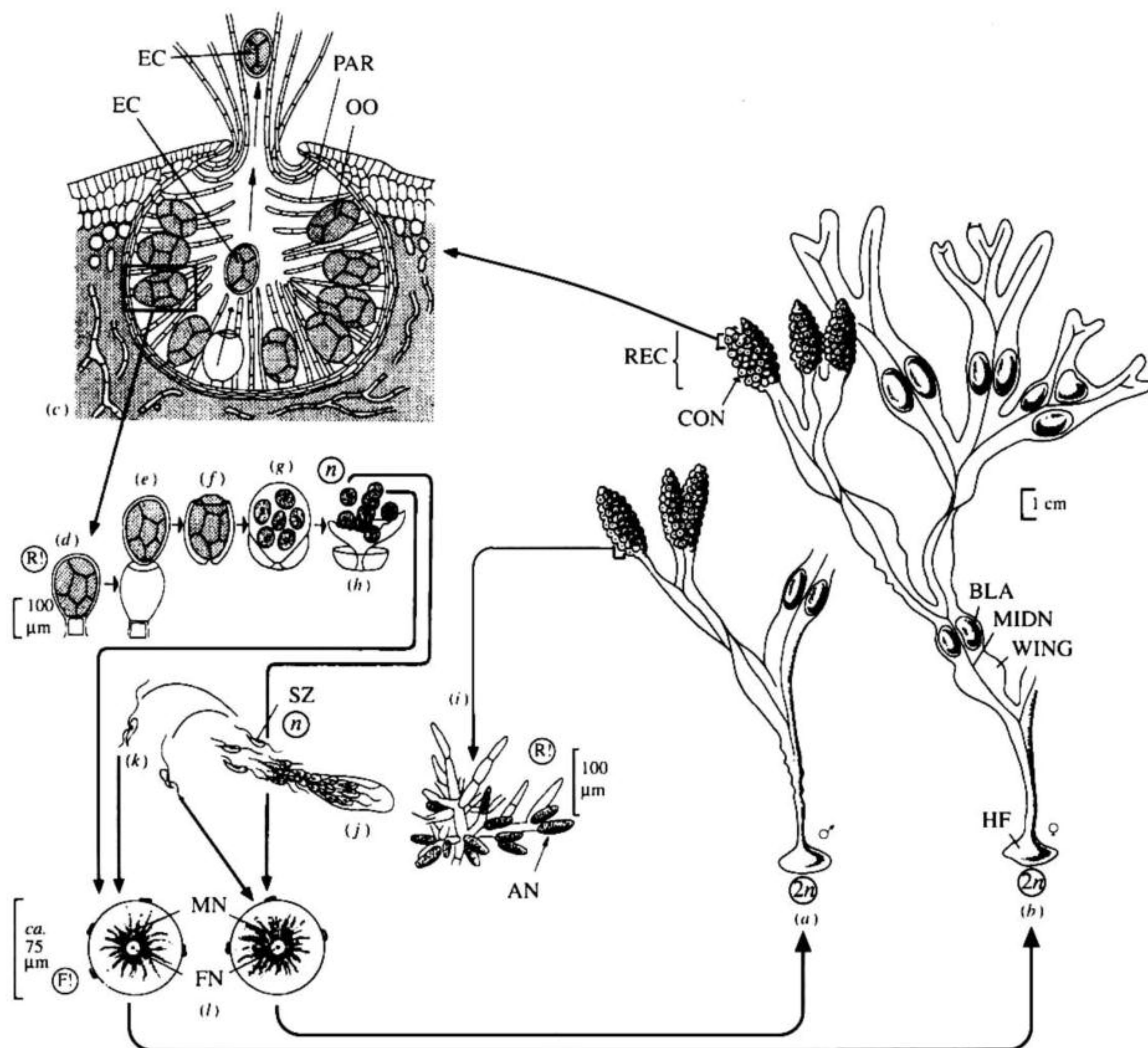
Dette er en livssyklus hvor det er et strengt skifte (aldri plurilokulære zoidangier på hverken sporofytt eller gametofytt) mellom en makroskopisk diploid sporofyttgenerasjon og en mikroskopisk gametofyttgenerasjon. Siden de to fasene er morfologisk forskjellige kalles en slike type livssyklus en heteromorf (hetero = forskjellig, morf = utseende) livssyklus. På sporofytten produseres sporer i unilokulære sporangier. Disse haploide sporene spirer opp til mikroskopiske haploide gametofytter, ofte er det separate hann - og hunnplanter. Hunnplanten produserer egg i oogonier og hannplantene spermatozoider i anteridier. Hunnplanten skiller ut duftstoffer som tiltrekker spermatozoidene og en befruktning skjer på selve hunnplanten. Den diploide zygoten spirer opp til nye makroskopiske sporofytter. Dette er da en diplohaplontisk heteromorf livssyklus med oogami.



Livssyklus hos stortare (*Laminaria hyperborea*). a) Sporofytt, b) Meiose skjer i unilokulære sporangier som finnes i sori (sporeansamlinger) på lamina, c) Tverrsnitt gjennom et sorus, d) haplogenotypisk kjønnsbestemmelse, e) Mikroskopisk hanngametofytt, f) Mikroskopisk hunngametofytt, g) Spermatozoid. AN = Anteridium, BL1 = Årets lamina, BL2 = Fjorårets lamina, EAN = Tomt anteridium, F! = Befruktning, HA = Hapter, ME = Interkalært meristem, OO = Oogonium, PAR = Parafyser, R! = Meiose, S = Stipes, SO = Sorus, YSPOR = Ung sporofytt. (Fra van den Hoek, Mann & Jahns 1995).

3. Fucales typen

En gametisk meiose innebærer at meiosen gir opphav til gameter. Denne typen livssyklus finnes bare hos tangarter (Fucales). Meiosen skjer i spesielle fertile skudd - reseptakler. På reseptaklene finnes det mange små hulrom - konseptakler, og her vil spermatozoider produseres i anteridier og egg i oogonier. Hvis det er separate hann- og hunnplanter sier vi at algen er diøsisk (særbu), er det begge kjønn på samme alge sier vi at den er monøsisk (sambu). Oogonier og anteridier frigjøres som oftest fra reseptakelet og befruktningen skjer i vannet rundt planten. Også her er kjemotaksis innvolvert for å øke antall befruktede egg. Zygoten vil spire opp til en ny tangplante. Dette er altså en diplontisk livssyklus hvor det ikke er noen frittlevende haploid generasjon, dvs. unigenerat (uni = 1, generat = generasjon).



Livssyklus hos blæretang (*Fucus vesiculosus*). a) Hanngametofytt, b) Hunngametofytt, c) tverrsnitt gjennom hunnlig konseptakel, d - h) Utviklng av oogonier og frigjøringen av 8 egg, i) Grenete fargeløse filamenter som bærer anteridier, j) Spermatozoider frigis fra anteridiet, k) Spermatozoid, l) Befruktning av eggcellen, AN = Anteridium, BLA = Blære, CON = Konseptakel, EC = Eggcelle, F! = Befruktning, FN = Hunnlig kjerne, HF = festeskive, MIDN = Midtribbe, MN = Hannlig kjerne, OO = Oogonium, PAR = Parafyse (fargeløst hår), R! = meiose, REC = Reseptakel, SZ = Spermatozoid, WING = Flat, vingelik del av tallus. n = Haploid, 2n = Diploid. (Fra van den Hoek, Mann & Jahns 1995).

OPPLAGSNÆRING
Opplagsnæring hos brunalgene er et polysakkarid som heter chrysolaminaran (ß-1,3 glucan). Dette forekommer i løst form, i motsetning til hos rød- og grønnalger. I tillegg finnes mannitol og fettdråper.

VEKSTMÅTE
Celledelinger som fører til vekst kan være spredt rundt i hele thallus. Ved en slik diffus vekst er ikke celledelingene begrenset til bestemte celler, men en hvilken som helst celle kan dele seg. Om veksten er lokalisert til bestemte soner av tallus sier man at veksten er lokalisert i meristemer (vekstsoner). Slike meristemer kan være lokaliserte til helt bestemte deler av algen, slik det er hos tareartene (Laminariales). Her er veksten lokalisert til et område nederst av lamina i overgangen til stipes. Et slikt meristem kalles et interkalært meristem, siden det ligger inne i selve algen.

Et spesialtilfelle av interkalær vekst er trichotallisk vekst (hårspissvekst) som er karakterisert ved at vekstsonen er innskutt mellom en lang hårliknende skuddspiss og selve tallus. Slik vekst finner vi blant annet hos kjerringhår (*Desmarestia* sp.).

Apikal vekst, eller toppcellevekst, skjer ved at det er en toppcelle som er delingsaktiv. Det kan også være snakk om en gruppe toppceller - et randmeristem. Hos alger med toppcellevekst er gjerne toppcellen stor og tydelig. Slik vekst finnes blant annet hos slekten tufs (*Sphacelaria* sp.), tvebendel (*Dictyota dichotoma*) og tangarter (Fucales).

Hos en del større brunalger finnes et lag av delingsdyktige barkceller som gir opphav til sekundær tykkelsesvekst. Et slikt overflatelag kalles for en meristoderm. Hos stortare gir dette seg utslag i vekstringer som i et tre på land. Mørke ringer er dårlig vekst og lyse ringer er god vekst. Vekstringene kan brukes til å aldersbestemme stortareplanter. Stortaren kan bli > 20 år gammel.

SYSTEMATISK INNDELING:
Karakterer som legges til grunn for den systematiske inndelingen av brunalgene i ordner bygger på karakterer som tallusoppbygning, vekstmåte, formering og livssyklus. Ved forskjellige kombinasjoner av disse fremkommer et noe varierende antall ordener alt etter hvilken lærebok man velger å følge. Læreboken som brukes til videre algestudier omfatter 9 ordener innenfor brunalgene (Linda E. Graham, James M. Graham & Lee W. Wilcox. Algae). Her skal bare nevnes tre eksempler på ordner.

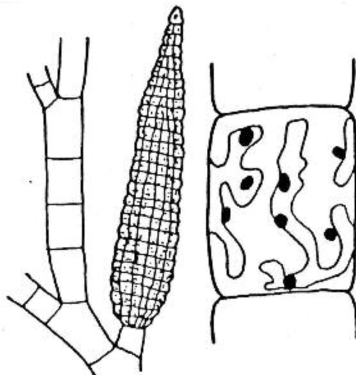
UTVALGTE EKSEMPLER I SYSTEMATISK REKKEFØLGE

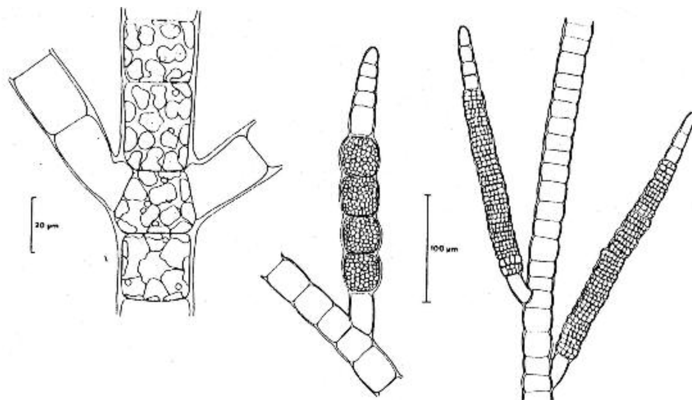
Orden ECTOCARPALES: Uniseriate filamenter, oftest diffus vekst, fysiologisk anisogami, isomorf livssyklus.

Ectocarpus sp. (brunsli)

Pylaiella littoralis (perlesli)

Under: *Ectocarpus* sp. Båndformete kloroplaster og sidestilte (laterale) plurilokulære zoidangier.

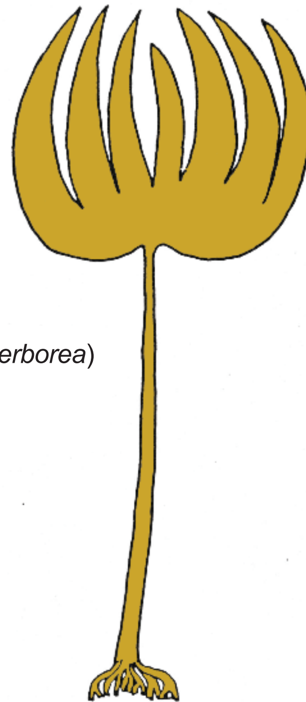




Over: *Pylaiella littoralis*. Runde kloroplaster og interkalære uni- og plurilokulære zoidangier.

Orden LAMINARIALES: Parenkymatisk oppbygning, interkalære meristemer, oogami, heteromorf livssyklus.

Laminaria hyperborea (stortare)
Saccharina latissima (sukkertare)



Stortare (*Laminaria hyperborea*) har en stiv stipes.



Sukkertare (*Saccharina latissima*) har en kort og bøyelig stipes

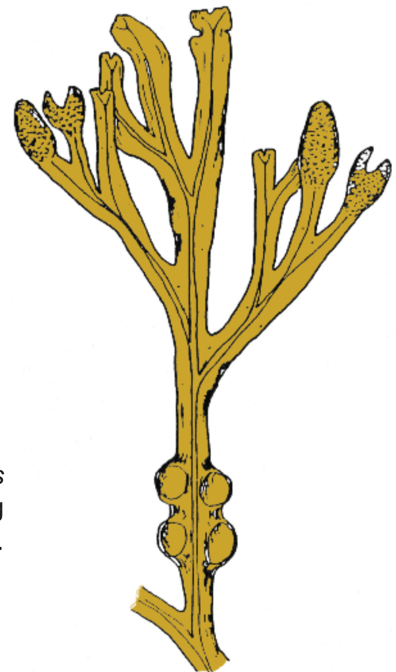
Orden FUCALES: parenkymatisk oppbygning, toppcellevekst, oogami, diplontisk livssyklus.

Fucus vesiculosus (blæretang)
Ascophyllum nodosum (grisetang)



Til venstre: Grisetang (*Ascophyllum nodosum*). Legg merke til at denne arten har en og en blære, samt at reseptaklene er laterale.

Til høyre: Blæretang (*Fucus vesiculosus*) har parvise blærer og reseptaklene i toppen (apikalt).



Klasse BACILLARIOPHYCEAE - pennate diatomeer, Klasse COSCINODISCOPHYCEAE - sentriske diatomeer

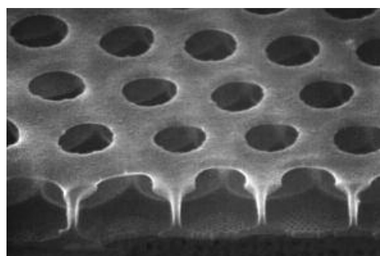
Diatomeene - kiselalgene er blant havets viktigste primærprodusenter og deres andel av den totale primærproduksjonen (landjorden + havområdene) er blitt anslått til 20-25%. Tilsvarende viser de også en stor formdiversitet. Kiselalgene kan inndeles i flere klasser, men det er ulike oppfatninger av hvor mange, og hvordan disse skal avgrenses.

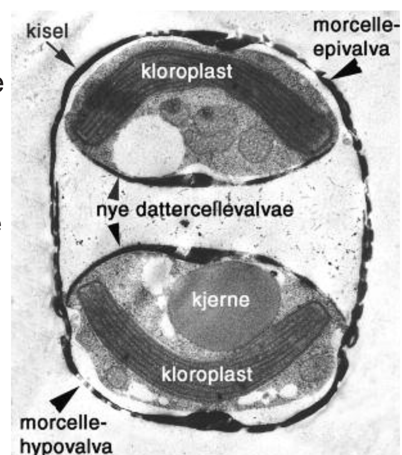
KARAKTERISTISKE TREKK

Tilstandsform: Bare éncellede og kolonidannede former er kjent
Cellevegg: Ornamentert kiselvegg
Flageller: Mangler unntatt hos hannlige gameter i en del sentriske diatomeer
Formering: Vegetativ ved todeling, oogami i sentriske, og isogami i pennate diatomeer
Kloroplaster: 1-2 eller mange (Coscinodiscophyceae)
Opplagsnæring: Chrysolaminaran = ß-1,3 glucan
Ernæring: Autotrofe, noen heterotrofe arter kjent
Forekomst: Planktonisk, bentisk og psammobisk
Utbredelse: I kystvannet og oseanisk, i innsjøer og elver (i alle fuktige habitater)
Årssyklus: Viktigst i vårplanktonet

TILSTANDSFORM/MORFOLOGI
De alltid éncellede diatomeene er coccoide, omgitt av et mer eller mindre ornamentert kisel-skall. Diatomeene er representert i alle størrelsesgrupper av plankton, fra ca 2 µm til mer enn 5 mm. Hvilesporer er sterkt forkislede celler som dannes ved næringsmangel og andre ugunstige livsbetingelser, og som spirer når forholdene igjen bedres. Mange hvilesporer har pigger eller andre utvekster og kan avvike sterkt fra de vanlige, vegetative cellene.

CELLEVEGG
Kiselveggen eller skallet, er todelt som en eske der bunn og lokk er like høye. Valva er bunnen og lokkets toppflate, mens bånd og mellombånd danner sidene. Ornamenteringen i valva kan være porer og ribber, og mønsteret i ornamenteringen danner grunnlaget for den morfololgiske identifikasjon. I tillegg til kiselen som hovedbestanddel inneholder celleveggen også organisk materiale. Skallstrukturen kan være vanskelig å se så lenge det organiske materialet er til stede. Forkislingen varierer fra art til art og også innen den enkelte arten avhengig av miljøet. Kiselens brytningsindeks er omtrent som vannets; ved undersøkelser i vann kan det derfor være vanskelig å se skallstrukturen hos svakt forkislede individer. Kiselveggen gjør at diatomeene lett kjennes igjen i fossile avleiringer. De er viktige lede-arter når det gjelder geologiske dateringer og i studier over tidligere klimaforhold og næringsforhold i havet. Det er funnet noen få sentriske diatomeer i avleiringer fra Jura og flere fra tidlig Kritt, pennate uten rafe fra sen Kritt og pennate med rafe fra midtre Eocen.

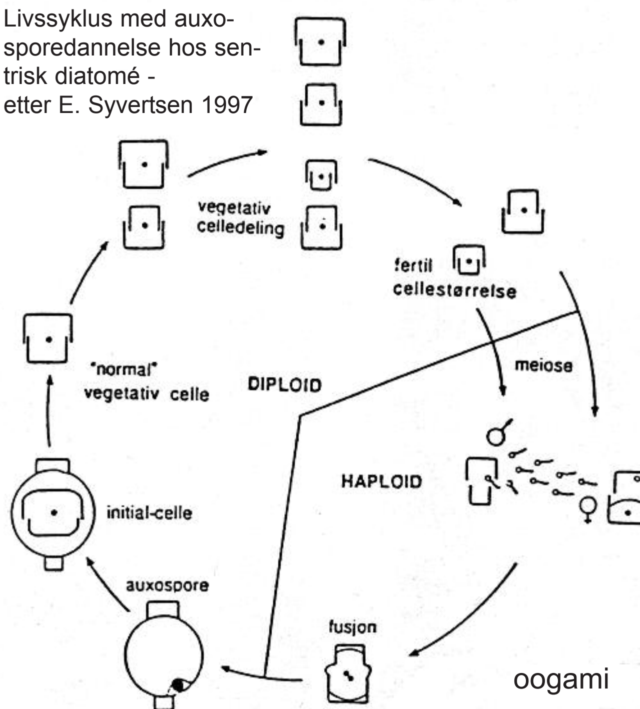

Bruddsnitt gjennom celleveggen hos sentrisk diatomé, *Thalassiosira*, - fra "Norsk kystplanktonflora"

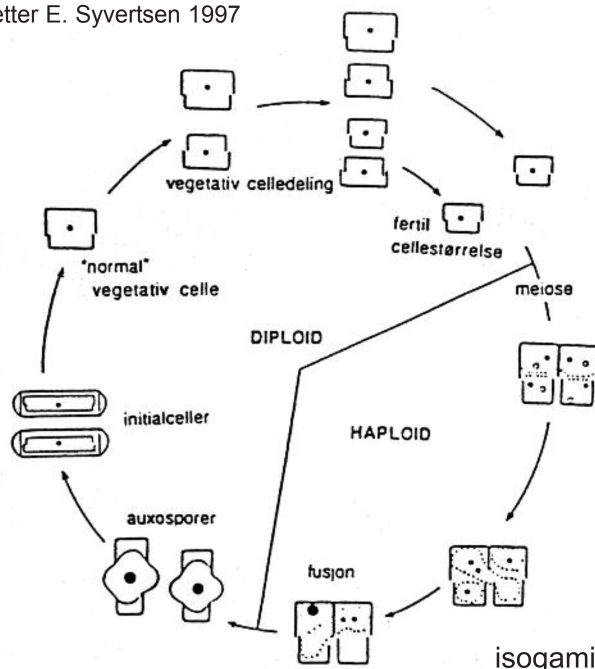


TEM-snitt av kiselalge i deling; - fra Throndsen *et al.* 2003.

FLAGELLER
Hannlige gameter hos sentriske diatomeer har en flagell som er atypisk idet den mangler de sentrale mikrotubli i axonemet.

FORMERING
Den vegetative formeringen (veksten) skjer ved at cellene deler seg innenfor celleveggen. De to dattercellene beholder henholdsvis bunnen og lokket i kiselesken, mens den andre celle-veggen nydannes inne i cellen og danner nye bunner i cellene. Den dattercellen som fikk morcellens bunn danner også en ny bunn slik at denne cellen blir litt mindre enn morcellen. I løpet av vekstsesongen, med 1-2 delinger pr. døgn, reduseres gjennomsnittsstørrelasen for cellene i populasjonen drastisk, og på et visst punkt dannes det en AUXOSPORE vanligvis etter oogami med flagellbærende hanngameter hos sentriske, isogami med amøboide gameter hos pennate kiselalger. En auxospore er i utgangspunktet naken og sprenger de gamle kiselskallene fra hverandre mens den øker i volum. Inne i auxosporen dannes det så nye kiselskall av maksimal størrelse for arten.





KLOROPLASTER
Antallet kloroplaster varierer fra én til mange hos sentriske mens det hos pennate er én eller to. De sentriske diatomeene har oftest små, skiveformede kloroplaster og de pennate store, plateformede kloroplaster. Pigmentene er klorofyll *a*, c_2 og c_1 eller c_3, ß-karoten, diatoxanthin, diadinoxanthin og fucoxanthin.

OPPLAGSNÆRING / RESERVESTOFF
Opplagsnæringen er vannløselig chrysolaminaran som finnes i vakuoler, og dessuten lipider.

ERNÆRING
Kiselagene er autotrofe, og bidrar sterkt til forbruket av nitrat og fosfat i vekstsesongen. I tillegg trenger de silisium for å bygge opp celleveggen og reduserer silisiummengden i sjøen til vekstbegrensende nivå i løpet av våroppblomstringen.

FOREKOMST
Diatomeene finnes som plankton og bentos i marint og limnisk miljø, som epi- og endofytter på og i dyr og andre planter, f eks på andre diatomeer, på huden av hval, på is og inne i foraminiferer og brun- og rødalger. De er representert i nær sagt alle tenkelige biotoper hvor det er en viss tilgang på fuktighet. van den Hoek *et al.* (1995) oppgir 100 000 som et mulig artsantall fordelt på mer enn 250 slekter. Ca 1400-1800 arter skal være funnet i marint plankton. Hvor mange av disse som er til stede i norsk kystplankton, er usikkert.

UTBREDELSE
Kiselalgene trives best med rikelig tilgang på nitrat, fosfat og silikat, og har sin største forekomst i tempererte til polare strøk, og i oppvellingsområder der kaldt næringsrikt dypvann når overflaten.

SPESIELT
Én slekt med vid geografisk utbredelse, *Pseudo-nitzschia* kan produsere et toksin, domoisyre. Toksinet akkumuleres i skjell og fisk og har forårsaket død av fugl og sel.

IDENTIFISERING
Diatomeene er i prinsippet encellede organismer, men svært ofte henger cellene sammen i kolonier (rekker eller grupper av enkeltindivider), og koloniformen kan være vesentlig for bestemmelse av slekter og arter.

SYSTEMATISK INNDELING
Diatomeene kan deles inn i to klasser, Coscinodiscophyceae regnes som sentriske og Bacillariophyceae er pennate diatomeer. En del sentriske er imidlertid mer eller mindre avlange, triangulære og til og med mangekantet i omkrets, mens noen pennate diatomeer er sirkulære. Et bedre morfologisk skille er strukturen av valva. Hos SENTRISKE diatomeer er strukturen, stripene av areoler eller ribbene, rettet mot et eller flere punkt, mens den hos PENNATE går mot en linje. ”Punktet” og ”linjen” er hos noen midt på valva, hos andre ute ved kanten av valva.

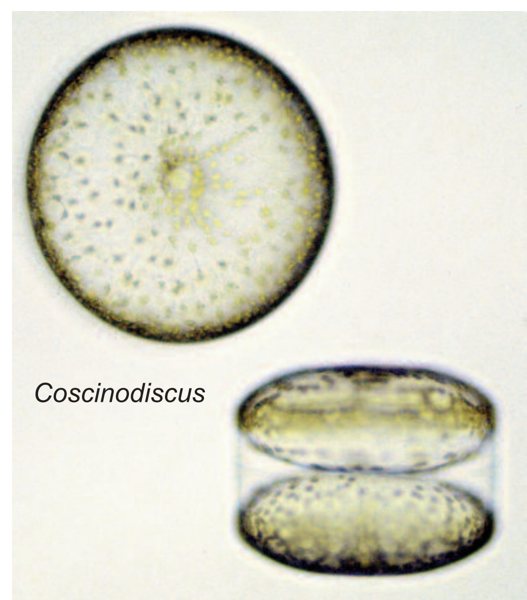
ARTSBESTEMMELSE
Antall, form og plassering av kloroplaster er viktig for artsbestemmelse innen enkelte slekter, f. eks. innen *Chaetoceros* og mange pennate diatomeer. Artsbestemmelse innen slektene *Pseudo-nitzschia*, *Thalassiosira* og *Thalassionema* skjer imidlertid på grunnlag av cellens form og skallstruktur som for de fleste diatomé-arter.

UTVALGTE EKSEMPLER - SENTRISKE DIATOMEER:
Klasse COSCINODISCOPHYCEAE

Cellene har oftest sylinderform, med radiær ornamentering (fra ett punkt, unipolar)

eksempel ***Coscinodiscus***, solitære petriskållignende celler.

Hos andre arter kan skall-ornamenteringen være fra to (bipolar) eller flere (multipolar) sentre.


Coscinodiscus

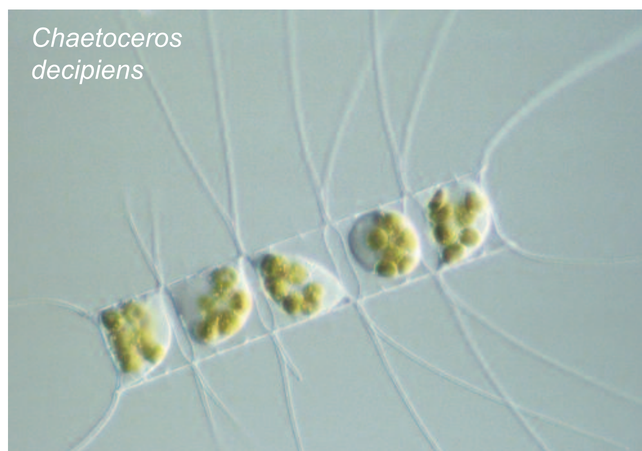

Thalassiosira nordenskioeldii

Thalassiosira og ***Skeletonema*** har radiært mønster og begge kan danne kolonier.


Skeletonema

Chaetoceros har bipolar ornamentering og mange børster.

Flere arter av *Coscinodiscus* , *Chaetoceros* og *Thalassiosira* er viktige i våroppblomstringen av planteplankton i våre farvann


Chaetoceros decipiens

UTVALGTE EKSEMPLER - PENNATE DIATOMEER:

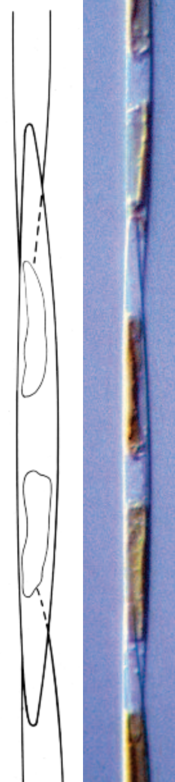
Klasse BACILLARIOPHYCEAE - pennate diatomeer

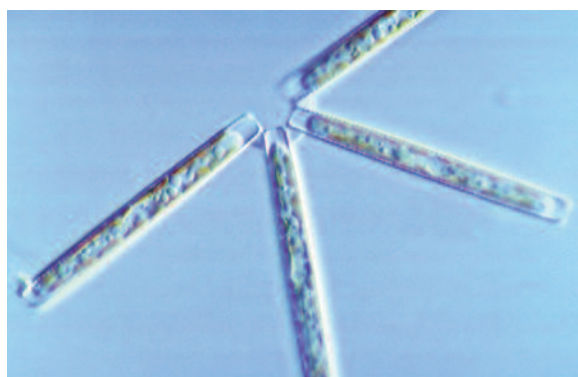
Slekter ***Navicula***, ***Pseudo-nitzschia*** og ***Thalassionema***

Mange av de pennate kiselalgene er knyttet til bunnen, og en del kan bevege seg på underlaget ved hjelp av en slimstrøm langs rafen, en spalte i kiselesken. Andre arter danner kolonier med slimstilk (f.eks. enkelte *Navicula*-arter).

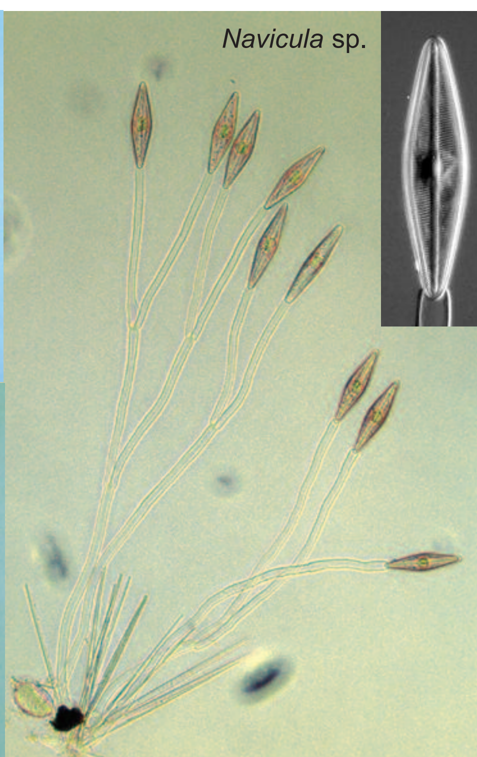
Noen danner karakteristiske siksakk-formede kolonier i plankton (f.eks. *Thalassionema nitzschioides*).

Pseudo-nitzschia-artene lager cellerekker med mer eller mindre overlapping. Denne slekten er spesielt kjent fordi flere av artene kan produsere ASP(Amnesic Shellfish Poisoning)-gift. Vanlig i planktonet.


Pseudo-nitzschia sp.




Thalassionema nitzschioides


Navicula sp.

Klassene CHRYSOPHYCEAE og SYNUROPHYCEAE - gullalger

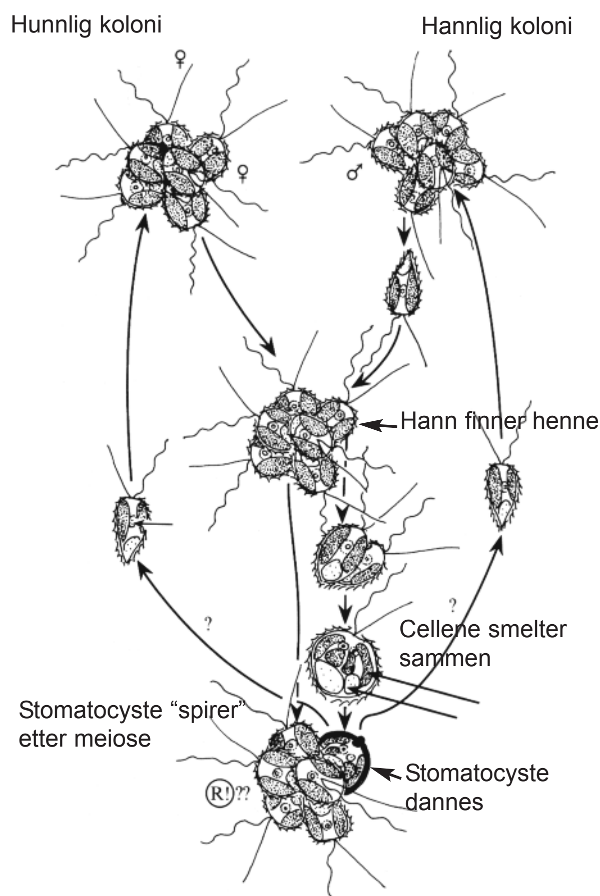
Klassene har fått det norske navnet på grunn av kloroplastenes gyldenbrune farge.
De fleste artene er kjent fra næringsfattig ferskvann

KARAKTERISTISKE TREKK

Tilstandsform: Både encellede (flagellater og coccoide), trådformede og enkle talli er kjent
Cellevegg: Nakne, med kiselskjell eller cellulose/kitinvegg
Flageller: Flimmerflagell og en glatt flagell som kan være redusert eller like lange som flimmerflagellen
Formering: Vegetativ ved todeling, kjønnet ved isogami i orden Synurales
Kloroplaster: 1-2 gyldenbrune
Opplagsnæring: Chrysolaminaran = ß-1,3 glucan
Ernæring: Autotrofe, mixotrofe og heterotrofe arter er vanlige i Chrysophyceae. Synurophyceae er autotrofe
Forekomst: I plankton, bentos og neuston
Utbredelse: I kystvannet og oseanisk, i innsjøer og elver
Årssyklus: Viktigst i næringsfattige kalde innsjøer

TILSTANDSFORM / MORFOLOGI
Klassen Chrysophyceae omfatter arter på alle organisasjonstrinn fra amøboid til enkelt tallus. Celleformen hos éncellede arter er ofte tilnærmet symmetrisk og størrelsen varierer fra 3 til 25 µm. Synurophyceae-celler lever enkeltvis eller i koloni.

CELLEVEGG
I Synurophyceae er cellene dekket med kiselskjell som likeledes har artstypisk form og ornamentering (f.eks. *Synura*, *Mallomonas*). I Chrysophyceae kan de nakne artene være omgitt av et lorica, et hylster av cellulose eller kitin som har en artstypisk utforming (f.eks. *Dinobryon*). Hos trådformede (f.eks. *Phaeothamnion*) og parenkymatiske (f.eks. *Thallochrysis*) er det cellulose i celleveggen. Tykkveggede hvilestadier (stomatocyster) kan finnes i plankton og sediment i begge klassene.



FLAGELLER
Flagellatformene har som typisk for Ochrophyta to ulike flageller. Flimmerflagellen sørger for fremtrekket av cellen, mens den glatte flagellen som ofte har en lysfølsom fortykning, er mindre aktiv og kan ha varierende lengde (men artstypisk lengde).Vanligvis er flimmerflagellen betraktelig lenger enn den glatte flagellen.

FORMERING
Vegetativ formering ved todeling er vanlig innen begge klassene. Kjønnet formering hos *Synura* er ved isogami, livssyklus er haplontisk.

KLOROPLASTER
Kloroplastene har tre thylakoider i hver lamell, og er omgitt av ialt fire membraner som typisk for Ochrophyta. Innholdet av fucoxanthin gir kloroplastene (to eller én) en gulgrønn eller gulbrun, gyldenbrun farge. Hos Chrysophyceae er det ofte en øyeflekk i forenden av kloroplasten nær opp til fortykkelsen på den glatte flagellen, og tilsammen danner de et lysfølsomt organell.

OPPLAGSNÆRING / RESERVESTOFFER
Reservestoffet er chrysolaminaran (ß 1,3 glucan) som er vannløslig, finnes i vakuoler og må farges i levende celler (vitalfargning). Med brilliantcresylblått får vakuoler med chrysolaminaran rosa farge.

ERNÆRING
Mange chrysophycéer tar opp partikulær næring i tillegg til fotosyntesen, er mixotrofe, og en rekke arter mangler kloroplaster og ernærer seg heterotroft. Synurophyceae er autotrof.

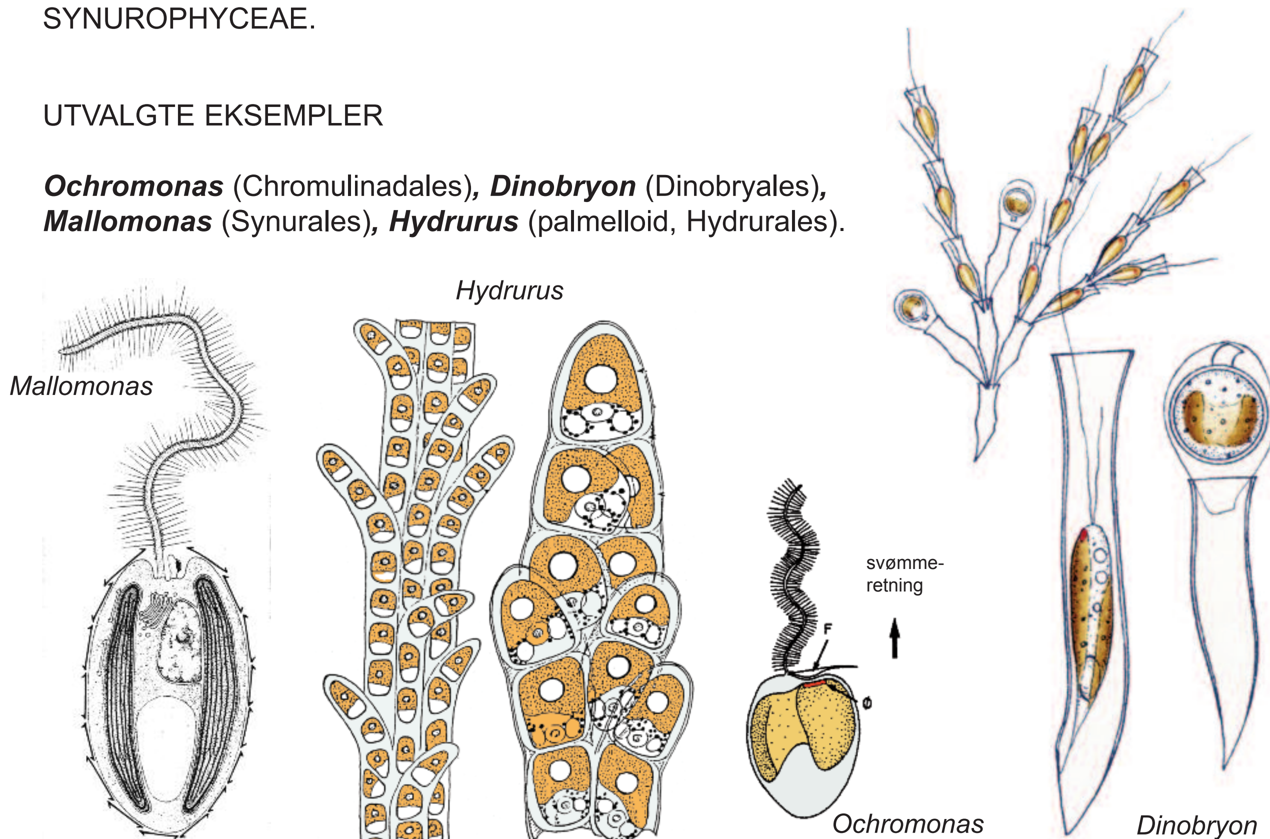
FOREKOMST
De fleste chryso- og synurophyceene forekommer i plankton, men noen er epineuston og kan danne et gyldent belegg på stillestående vann (f.eks. *Chromophyton rosanoffii*).

UTBREDELSE
Klassene har sin hovedutbredelse i ferskvann, spesielt i kaldt næringsfattig vann, men det finnes også et fåtall arter i brakkvann og marine biotoper. I kalde fjellbekker finnes den pseudoparenkymatiske chrysophyceen *Hydrurus foetidus*.

SYSTEMATISK INNDELING
Tradisjonelt er klassen Chrysophyceae inndelt i ordener etter dominerende tilstandsform, flagellatartene finnes i orden CHROMULINALES og kan være nakne (f.eks. *Ochromonas*) eller med lorica (f.eks. *Dinobryon*).
Den pseudoparenkymatiske arten *Hydrurus foetidus* hører hjemme i orden HYDRURALES.
Flagellater med kiselskjell på celleoverflaten (f.eks. *Synura*) finnes i klassen SYNUROPHYCEAE.

UTVALGTE EKSEMPLER

Ochromonas (Chromulinadales)***, Dinobryon*** (Dinobryales)***,***
Mallomonas (Synurales)***, Hydrurus*** (palmelloid, Hydrurales).



Klasse RAPHIDOPHYCEAE - nålflagellater

(Gr. *raphis* = nål)

Klassen med én orden Chattonellales omfatter nakne flagellater med stor kjerne og mange kloroplaster som avhengig av pigmentsammensetningen kan være klart grønne eller gule. Cellene er forholdsvis store, vanligvis 20-40 µm og finnes i planktonet bde marint og i ferskvann. Noen arter lever i sandstrender (f.eks. *Haramonas*)

KARAKTERISTISKE TREKK

Tilstandsform: Encellede flagellater
Cellevegg: Mangler
Flageller: To apikale, subapikale eller ventrale
Formering: Vegetativ ved todeling
Kloroplaster: Mange gul-brune eller grønne
Opplagsnæring: Chrysolaminaran = ß-1,3 glucan
Ernæring: Autotrofe
Forekomst: Planktonisk og psammobisk
Utbredelse: I kystvannet og i innsjøer
Årssyklus: Utilstrekkelig kjent

HOVEDTREKK

Artene i klassen er solitære, “store”(> 10 µm) celler med mange kloroplaster. De fleste artene er avlange, asymmetriske, noe flattrykt, med en forsenkning for flagellene. De to flagellene er oftest subapikale eller laterale, motsatt rettet; én flimmerflagell (trekkflagell) og én ”slepeflagell”. Pigmentene er klorofyll *a* og c_1, c_2, ß-karoten og fukoxanthin (Chattonellaceae). Kjernen er stor. Øyeflekk mangler. Formering ved to-deling. Flere arter er ichthyotoksiske.

SYSTEMATISK INNDELING

Klassen har én orden CHATTONELLALES

UTVALGTE EKSEMPLER

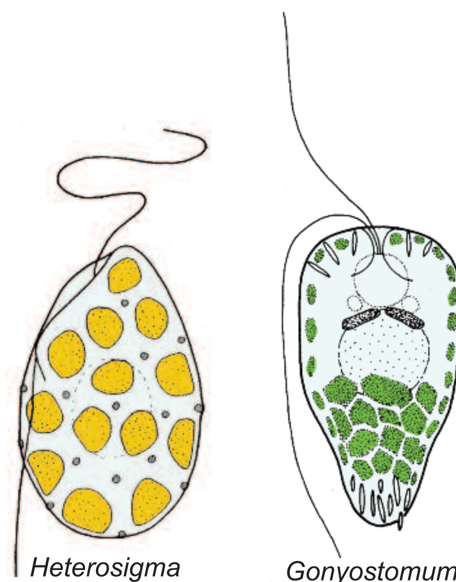
Orden CHATTONELLALES

Familie Chattonellaceae

Heterosigma finnes i kystplanktonet, og kan ha masseforekomster.

Familie Vacuolariaceae

Gonyostomum finnes vanlig i ferskvann og kan gi kløe til badende p.gr. av nålformede extrusomene som finnes i celleoverflaten.



Klasse DICTYOCHOPHYCEAE - kiselflagellater

Klassenavnet kommer fra *Dictyocha* i orden Dictyochales, de egentlige kiselflagellatene som har et ytre kiselskjelett. Den andre ordenen i klassen er Pedinellales som har nakne celler (eller dekket med organiske skjell) med én ofte vinget hovedflagell og rudimentær glatt flagell.

KARAKTERISTISKE TREKK

Tilstandsform: Flagellater med radiær symmetri
Cellevegg: Cellevegg mangler, men kiselskjelett eller celluloseskjell kan finnes
Flageller: Flimmerflagell ofte med vinge, glatt flagell ofte rudimentær
Formering: Vegetativ ved todeling
Kloroplaster: 3, 6, mange eller mangler
Opplagsnæring: Chrysolaminaran = ß-1,3 glucan
Ernæring: Autotrofe, eller heterotrofe
Forekomst: Plankton, neuston
Utbredelse: I kystvannet og oseanisk, brakkvann og innsjøer

HOVEDTREKK

Klassen har radiærsymmetriske celler med én apikal flimmerflagell med ving foruten en mer eller mindre rudimentær glatt flagell. Både autotrofe celler med 3, 6 eller mange kloroplaster med gylden til gul-grønn-brun farge, og heterotrofe (fargeløse) former. Øyeflekk mangler. Noen arter er festet til fast underlag ved en stilk (eks. *Pedinella hexacostata*). Cellene er nakne, enkelte arter med organiske skjell, eller med ytre hult kiselskjelett. Opplagsnæring er chrysolaminaran.

SYSTEMATISK INNDELING

Navnet på klassen Dictyochophyceae viser til silicoflagellatene (kiselflagellatene) i orden DICTYOCHALES som har nakne celler med nettformet kiselskjelett.

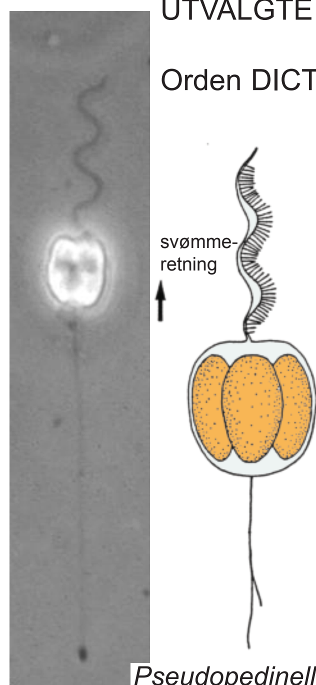
UTVALGTE EKSEMPLER

Orden DICTYOCHALES som har nakne celler med nettformet kiselskjelett.

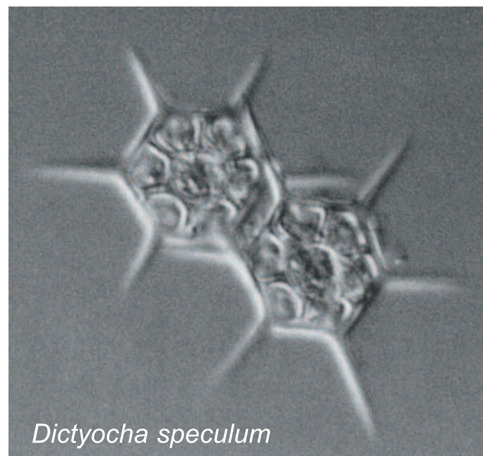
Dictyocha speculum er vanlig i kystvannet sammen med kiselalgene

Ordenen PEDINELLALES omfatter celler med radiærsymmetri omkring lengdeaksen, nakne eller med organiske skjell.

Pseudopedinella er vanlig i kystplanktonet.



Pseudopedinella pyriformis

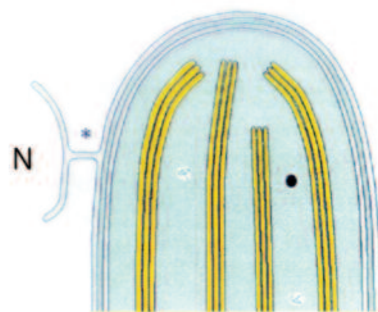


Dictyocha speculum

Phylum HAPTOPHYTA - svepeflagellater

Phylumet omfatter to klasser; **COCCOLITHOPHYCEAE** (kalkflagellater) og **PAVLOVO-PHYCEAE**, som begge typisk har et haptonema, heftetråd i tillegg til flagellene.
Bare klassen Coccolithophyceae er vidt utbredt i levende marint plankton og dessuten viktig i fossile avleiringer, blir omtalt nedenfor ettersom Pavlovophyceae bare har få kjente arter.

KARAKTERISTISKE TREKK
Tilstandsform: Bare éncellede, og noen kolonidannede former er kjent
Cellevegg: Cellene nakne, eller dekket med organiske skjell og ofte også kalkplater (coccolither)
Flageller: Det er to glatte flageller, og et tredje trådformet vedheng; haptonema
Formering: Vegetativ ved todeling, kjønnet formering er kjent
Kloroplaster: 1-2 gyldenbrune med tre thylakoider i lamellene, men uten randlamell (som er vanlig i Ochrophyta)
Opplagsnæring: Chrysolaminaran = ß-1,3 glucan, hos Pavlovophyceae også i fast form; paramylon
Ernæring: Autotrofe og mixotrofe
Forekomst: Planktonisk
Utbredelse: Nesten utelukkende marin; i kystvannet og oseanisk



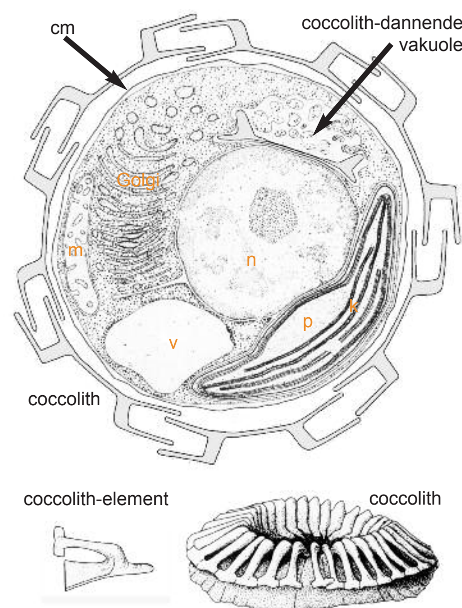
Klasse COCCOLITHOPHYCEAE - PRYMNESIO-PHYCEAE - kalkflagellater

Coccolithophyceae, kalkflagellatene ble beskrevet som egen klasse allerede i 1902, og etter-hvert ble det klart at mange svepeflagellat-arter som bare har organiske skjell på overflaten også hører hjemme i denne klassen. Kalkplatene, coccolithene gjør det mulig å spore kalk-platebærere (coccolithophorider) i geologiske avsetninger som viser at de var meget viktige i flere geologiske perioder. Det er ca 100-200 nålevende (resente) arter med kalkplater, men gruppen hadde sitt største artstall i kritt-tiden, og kan følges tilbake til jura-perioden. Dette har gitt mange av artene posisjon som ledefossiler i oljeleting. Av arter som mangler coccolither er det beskrevet ca. 75, men det kommer stadig nybeskrivelser til. I snever mening er kalkflagel-later arter med kalkplater - coccolither.

KARAKTERISTISKE TREKK

Tilstandsform: Encellede, men kolonidannede former er kjent
Cellevegg: Cellene er dekket med organiske og/eller kalkmineraliserte skjell (coccolither)
Flageller: Det er to glatte flageller, og et tredje trådformet vedheng; haptonema
Formering: Vegetativ ved todeling, kjønnet formering med heteromorf haplodiplontisk livssyklus er kjent for mange arter
Kloroplaster: 1-2 gyldenbrune
Opplagsnæring: Chrysolaminaran = ß-1,3 glucan
Ernæring: Autotrofe og mixotrofe
Forekomst: Plankton, bentiske stadier er kjent
Utbredelse: Nesten utelukkende marin; i kystvannet og oseanisk
Årssyklus: I senvår og sommerplanktonet

TILSTANDSFORM / MORFOLOGI
Éncellede flagellater eller coccoide former, en art i frittsvømmende koloni (*Corymbellus aureus*). Trådaktige former forekommer hos en litoral art (*Pleurochrysis carterae*). Palmelloide kolonier forekommer hos *Phaeocystis.*



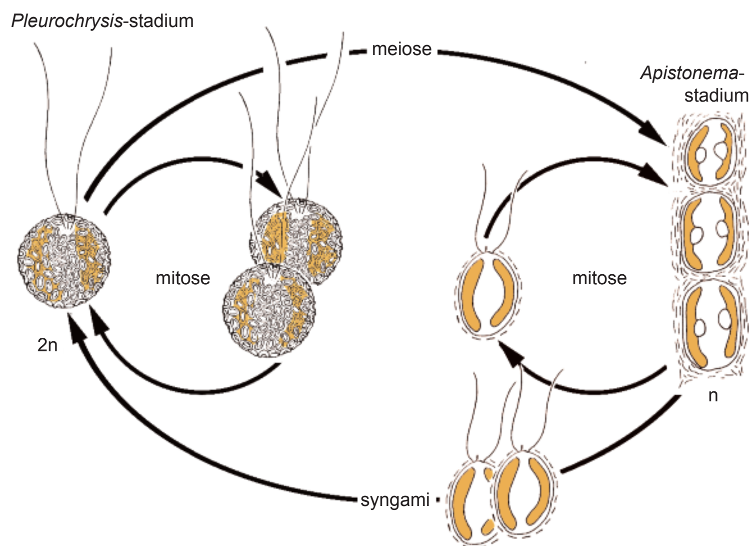
CELLEVEGG
De aller fleste artene er dekket med skjell av organisk materiale (polysakkarider, proteiner og glykopeptider), mange har i tillegg kalkplater, coccolither, og unntaksvis bare de siste.

COCCOLITHDANNELSE
Coccolithene dannes enten ved at organiske skjell blir kalsifiserte i golgi-relaterte vesikler (f.eks. *Pleurochrysis*), eller de dannes i egne coccolithdannende vakuoler (f.eks. *Emiliania*).

Figuren til høyre viser coccolithdannende vakuole hos *Emiliania huxleyi* og en enkelt coccolith.

FLAGELLER/HAPTONEMA
Flagellene er glatte, uten vedheng og skyver cellene. Mellom eller nær flagellfestet finnes et haptonema, festetråd som kan være rudimentær eller opptil 50 ganger cellelengden. Lange haptonemata kan spiraliseres og sees da som en liten klump inne ved celleoverflaten. Både bygning og virkemåte er forskjellig fra flagellenes.

FORMERING
Vegetativ formering skjer ved todeling. Veksling mellom former med ulike skjell- eller coccolithtyper er kjent for mange arter (f.eks. *Coccolithus pelagicus*, *Prymnesium parvum*). Noen har et diploid og et haploid stadium uten at forholdet til eventuell kjønnet formering er kjent (*Prymnesium*). Kjønnet formering ble tidlig kjent for *Ochrosphaera neapolitana* og *Pleurochrysis carterae*.



Livssyklus hos *Pleurochrysis carterae*

KLOROPLASTER
Det er én eller to gulbrune-brungyldne kloroplaster

OPPLAGSNÆRING / RESERVESTOFFER
Opplagsnæringen er chrysolaminaran som typisk for phylumet.

ERNÆRING
Autotrofe eller mixotrofe hvor haptonemaet deltar i næringsopptaket ved å fange partikler til fagotroft opptak.

FOREKOMST
Kalkflagellatene er helt overveiende marine, både de coccolithbærende og de med bare skjell finnes helst i kystvannet og i åpent hav. Noen få arter har både bentiske og planktoniske stadier (eks. *Apistonema*- og *Pleurochrysis*-stadiet hos *Pleurochrysis carterae*).

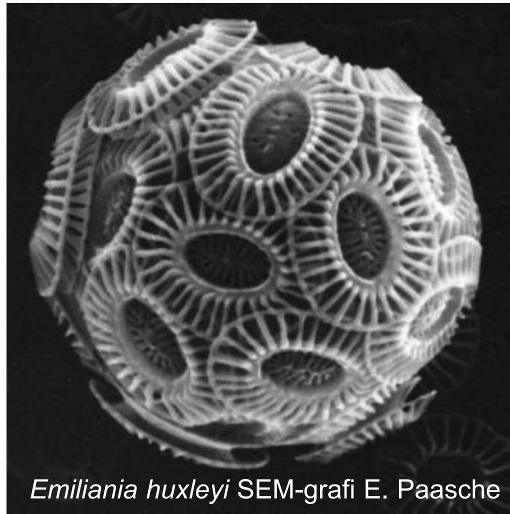
UTBREDELSE

Kalkflagellatene er vanlige i alle hav, men forekommer med størst artsmangfold i tropiske områder, - også arktiske former er kjent.

UTVALGTE EKSEMPLER

De fleste coccolithbærende formene finnes i orden COCCOLITHALES, men den vanligste arten av dem alle, *Emiliania huxleyi* , hører til orden ISOCHRYSIDALES

Orden ISOCHRYSIDALES

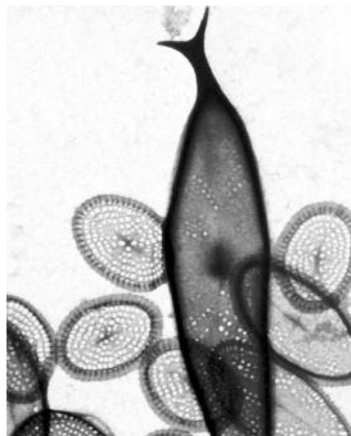


Emiliania huxleyi SEM-grafi E. Paasche

Emiliania huxleyi som gjør seg bemerket ved masseforekomst i stille varme perioder på ulike steder av kysten; i Oslofjorden gir den ofte sommervannet en blakket farge på grunn av lysbrytning og refleksjon fra kalkplatene.

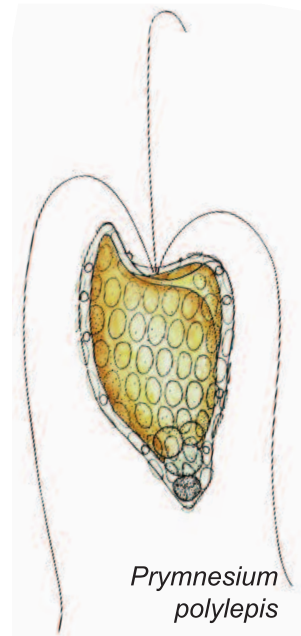
Emiliania huxleyi er antagelig verdens vanligste kalkflagellat og finnes ofte i fjorder og kystvann om sommeren. Cellestørrelsen varier fra 3,5-5 µm, men cellene kan ha flere lag med coccolither og derved blir diameteren en del større. Oppblomstringer kan innholde opptil 10 mill. celler pr liter.

Orden PRYMNESIALES



Organiske skjell fra *Prymnesium polylepis*

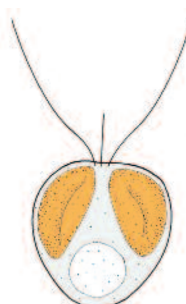
Prymnesium polylepis (tidligere *Chrysochromulina polylepis*) er en vanlig art i kystvannet. Cellen har svært svak kalsifisering av skjellene og regnes ikke som kalkflagellat i snever mening. Den er omgitt av flere typer organiske skjell, og identifiseres i praktisk arbeid ut i fra EM-undersøkelse av skjellene. Arten hadde en giftig oppblomstring som dekket 60 000 km^2 i Skagerrak i 1988, og det er utviklet genetiske prober for å gjøre identifiseringen "enklere".



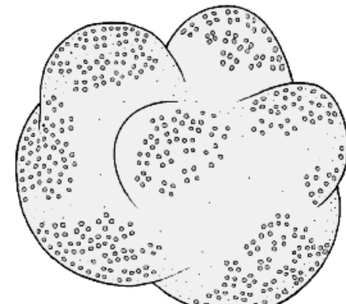
Prymnesium polylepis

Orden PHAEOCYSTALES

Phaeocystis pouchetii er en viktig primærprodusent i kalde hav og danner næringsgrunnlaget for krill som er hovedføden for bardehvaler og andre planktonspisere.



Phaeocystis pouchetii flagellat



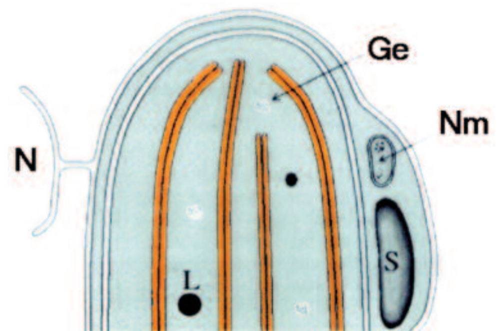
Phaeocystis pouchetii koloni

Phylum CRYPTOPHYTA - svelgflagellater

Cryptophyceene utgjør et lite, men markant phylum med både mikroskopisk og mikroanatomisk særpreg. Spesielt er forekomsten av nukleomorf et særtrekk i phylumet.

KARAKTERISTISKE TREKK

Tilstandsform: Bare éncellede og kolonidannede (palmella-stadier) former er kjent
Cellevegg: Cellene er omgitt av periplast med struktur som bare kan sees i detalj i EM, men som kan gi cellene stripet struktur i LM
Ejectosomer: Organeller i celleoverflaten, med opprullede proteinbånd kan slynges ut
Svelg: I forenden av cellen finnes en åpning (vestibulum) som fortsetter i en fure og/eller kanal inn i cellen.
Flageller: Fra åpningen til svelget kommer to flageller med tubulære hår, den lange med to rekker, den kortere med en enkel rekke
Formering: Vegetativ ved todeling
Kloroplaster: En eller to kloroplaster med to thylakoider i lamellene, ofte med en markant pyrenoide omgitt av et stivelses-skjold
Pigmenter: Fykoerytrin og fykocyanin i tillegg til klrofyll a og c.
Opplagsnæring: Stivelse
Ernæring: Autotrof, mixotrof eller heterotrof
Forekomst: Plankton, bentos og psammon
Utbredelse: I kystvannet og oseanisk, i innsjøer
Årssyklus: Forekommer året rundt



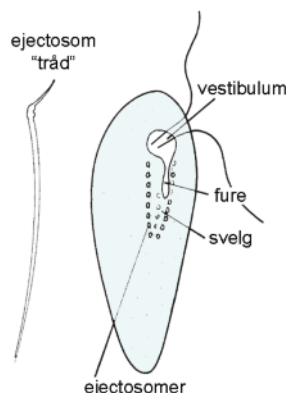
UTVALGTE EKSEMPLER

Orden CRYPTOMONADALES

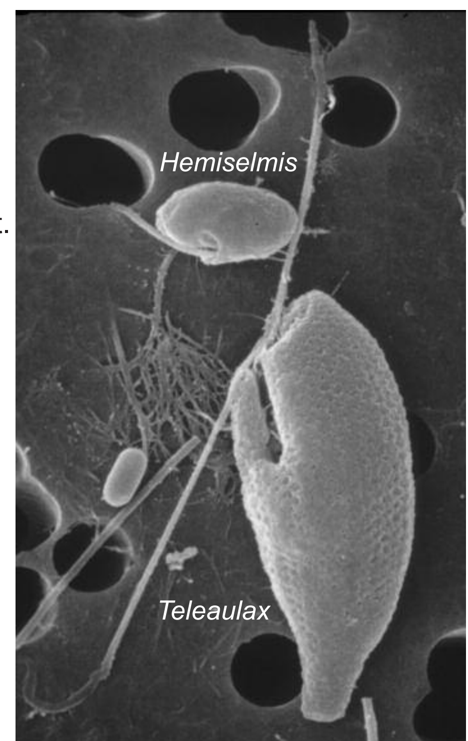
Hemiselmis sp. (øverst) har fure midt på og nesten på tverrs av cellen. Slekten er vanlig i kystvannet med små arter (4,5-7 µm) som kan ha grønn, rød eller brun kloroplast.

Orden PYRENOMONADALES

Teleaulax acuta er en av de vanligste artene med svelg, fure og kanal inn i cellen.



Cryptophycé - skjematisk



Phylum DINOFLAGELLATA - dinoflagellater, fureflagellater

har én algeklasse

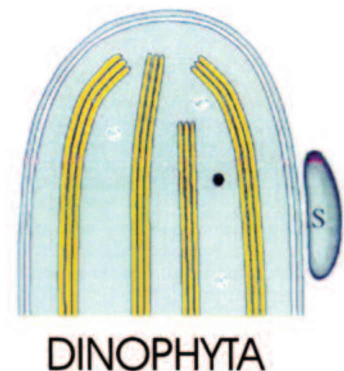
klasse DINOPHYCEAE

Har typisk to flageller av forskjellig type: en lengdeflagell og en tverrflagell. Hos de fleste dinoflagellatene ligger flagellene i en fure langs celleoverflaten; lengdefure og tverrfure. En spesiell (stor) kjerne - dinokaryon - kan sees i levende materiale. Vi kan grovt dele de autotrofe fureflagellatene i 5 typer; ordener.

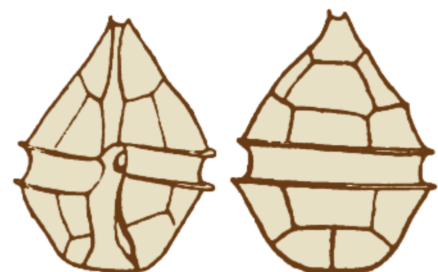
Dinoflagellatene finnes fossilt (spesielt som cyster) i sedimenter fra Silur (vel 400 mill år siden) til nå. Antall arter i marint plankton er nær 2000, derav er omtrent 60 toksinproduserende, og over 100 arter er kjent fra større oppblomstringer.

KARAKTERISTISKE TREKK

Tilstandsform: Bare éncellede og noen få kolonidannede former er kjent
Cellevegg: Vegg av celluloseplater, eller cellevegg mangler
Flageller: To flageller av forskjellig type
Formering: Vegetativ ved todeling, kjønnet ved anisogami
Kloroplaster: Av ulik opprinnelse, eller mangler
Opplagsnæring: Stivelse, utenfor kloroplastmembranene
Ernæring: ca halvparten av artene autotrofe eller mixotrofe, resten heterotrofe
Forekomst: Planktonisk, psammobisk, parasittisk
Utbredelse: Marin og i ferskvann
Årssyklus: Viktigst om senvåren, sommeren og høsten



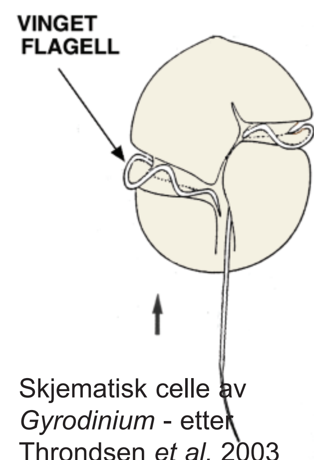
TILSTANDSFORM / MORFOLOGI
Dinoflagellatene i planktonet er encellede, solitære, noen få er kolonidannende, og noen parasittiske arter finnes. Cellene har lateral symmetri og ventral og dorsal side er definert. Hos typiske dinoflagellater er det en tverrfure og en lengdefure. Størrelsen på cellene varierer fra 2 µm til 2 mm.



Veggplatemønster hos *Scrippsiella trochoidea* etter Schiller 1933

CELLEVEGG
Celleveggen dannes i AMPHIESMA, et vakuolesystem like under cellemembranen. Når det avsettes cellulose blir det en karakteristisk vegg (thekate arter). Nakne arter har et tilsvarende membransystem, men uten at det skilles ut påviselig vegg (athekate eller nakne arter). Hos thekate arter kan veggen og furene være inndelt i et større antall enkeltplater (f.eks. *Protoperidinium, Peridinium, Scrippsiella*), hos andre være dominert av noen få store plater (f.eks. *Dinophysis*, *Prorocentrum*).

FLAGELLER
Det er to flageller; en lengdeflagell av pisketypen, men med fortykket del nær basis, og en båndformet, undulerende tverrflagell. Vingen er spilt ut mellom axonemet som ligger ytterst og en kortere stavformet streng som ligger inn mot tverrfuren. Ved at axonemet er lenger enn omkretsen tvinges det til å ligge i bølger (se fig. til høyre).



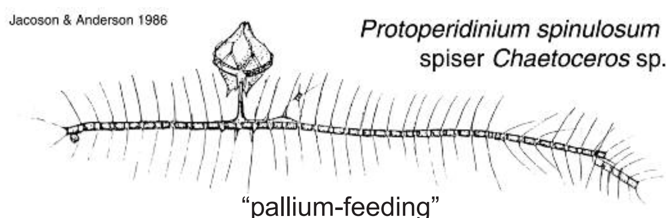
Skjematisk celle av *Gyrodinium* - etter Throndsen *et al.* 2003

KLOROPLASTER
Bare halvparten av dinoflagellatene har kloroplaster, og disse har dessuten minst tre forskjellige opprinnelser. Med peridinin som typisk for Dinophyta, med fucoxanthin fra Ochrophyta, med chloropfyll *b* fra Chlorophyta. Kloroplastene er få eller mange, og mangler helt hos halvparten av artene. Fargen er ofte gul-gulbrun på grunn av peridinin eller andre xanthofyller (diadinoxanthin, diatoxanthin, fucoxanthin m. derivater, gyroxanthin m fl). Kloroplastenes ultrastruktur og pigmentinnhold indikerer at de stammer fra endosymbiose med arter fra forskjellige algeklasser (Cryptophyceae, Bacillariophyceae, Coccolithophyceae, Prasinophyceae).

KJERNEN
Kjernen (dinokaryon) er synlig i levende celler ved at kromosomene er kondensert i alle faser av cellesyklus.

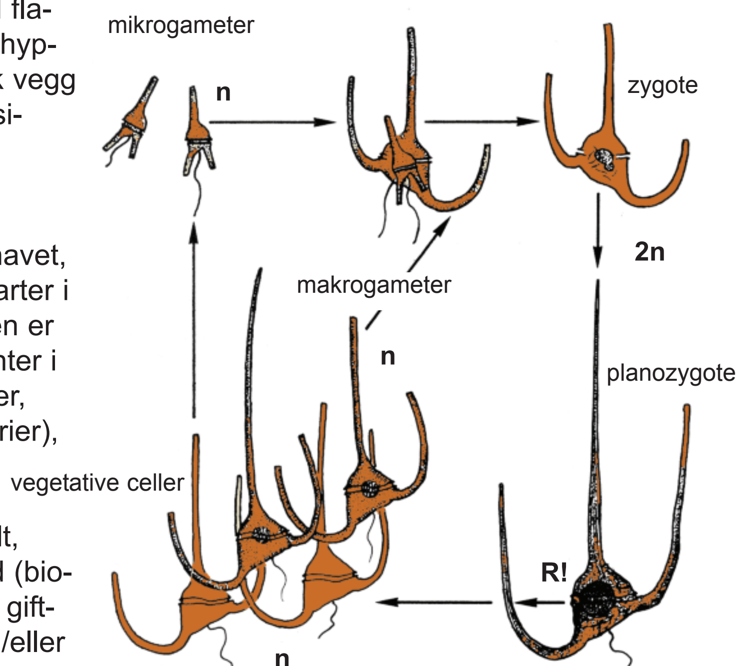
OPPLAGSNÆRING / RESERVESTOFFER
Stivelse er den vanligste opplagsnæringen og finnes omkring pyrenoiden, men utenfor kloroplastmembranene (hos f.eks. *Amphidinium carterii*).

ERNÆRING
Mange av de heterotrofe artene ernærer seg ved såkalt PALLIUM-FEEDING som er kjennetegnet ved at byttet omsluttes av et pallium, cytoplasma som strømmer ut fra dinoflagellatcellen. Etter at næringstoffene i byttet er tatt opp trekkes cytoplasmaet tilbake i dinoflagellaten. Dinoflagellatene kan på denne måten ernære seg på bytte som er mange ganger størrre enn dem selv. Andre arter har direkte opptak av bytte ved fagotrofi.



FORMERING
Dinoflagellatene formerer seg vegetativt ved todeling og er antagelig haploide, kjønnet formering kan forekomme, zygoten med flageller (planozygote) eller uten flageller (hypnozygote), cyster (hvilesporer) med tykk vegg av resistent organisk materiale eller kalsiumkarbonat (kalk).

FOREKOMST
Dinoflagellatene finnes som plankton i havet, brakkvann og ferskvann, som bentiske arter i bunnsediment eller på bentosalger. Noen er symbionter, zooxantheller (endosymbionter i foraminiferer, ciliater, radiolarier, svamper, koraller, sjøanemoner, maneter, turbellarier), andre er parasitter (i copepoder). Dinoflagellatene kan danne masseforekomst med misfarging av sjøen (rødt, brunt, gulbrunt vann - "red tide"), morild (bioluminescens), og noen arter produserer giftstoffer (toksiner) som gir giftige skjell og/eller fiskedød.



Kjønnet formering hos *Ceratium horridum* - etter von Stosch 1964

UTBREDELSE
Dinoflagellatene har sin hovedutbredelse i varme farvann, men er også rikelig tilstede i vårt kystvann. Masseforekomster i kystområdene kan utgjøre en spesiell trussel mot oppdrettsnæringen ettersom flere av artene er giftproduserende.

ÅRSSYKLUS
Dinoflagellatene er blant de mest karakteristiske flagellatene i kystplanktonet spesielt i sommerhalvåret, halvparten av artene er heterotrofe, resten er autotrofe eller mixotrofe.

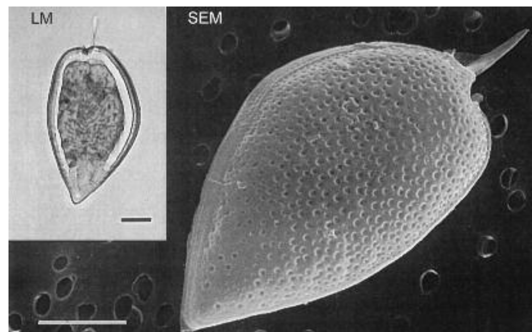
IDENTIFISERING
Praktisk bestemmelse går på cellenes omriss (slik de ligger i mikroskopiske preparat). For thekate arter er platemønsteret viktig for sikker identifisering til slekt og art, for de nakne (athekate) artene er fureforløpet viktig.

SYSTEMATISK INNDELING
Dinoflagellatene som gruppe har vært oppfattet som protozoer (dvs éncellede dyr) av mange zoologer og som planter av botanikerne, og har derfor vært plassert både i det zoologiske systemet (dyreriket) og det botaniske systemet (planteriket). Her omtales ordenene PROROCENTRALES, DINOPHYSIALES, GYMNODINIALES, GONYAULACALES og PERIDINIALES.

UTVALGTE EKSEMPLER

Orden PROROCENTRALES har en ytre cellevegg (theka) som består av to store plater, ofte kalt valvaplater, og noen små plater rundt flagellporene.

Arten ***Prorocentrum micans*** er svært vanlig i kystplanktonet og kan lage masseforekomster med misfarging av vannet.



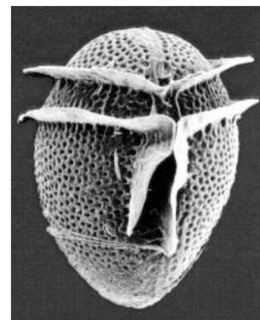
Prorocentrum micans - SEM-grafi - G.R.Hasle

Orden DINOPHYSIALES har theka delt i to laterale halvdeler men hver halvdel er sammensatt av flere plater, og det er utviklet en tydelig tverrfure og en lengdefure.

Flere av ***Dinophysis***-artene lager giftstoffer som akkumuleres i blåskjell når cellene blir spist, og videre gir DSP (diaré-musling-forgiftning) når skjellene blir spist av mennesker.



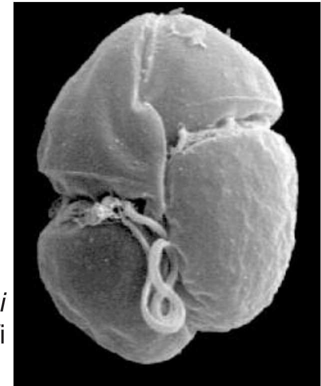
Dinophysis acuta, sett fra venstre -LM-grafi



Dinophysis rotundata fra ventralsiden (forfra) - SEM-grafi - E.Beckstrøm

Orden GYMNODINIALES mangler en fast cellevegg og er omgitt av membranstrukturer (amphiesma) som gir cellen dens spesifikke form. Innen denne ordenen er en godt utviklet tverrfure og lengdefure vanlig.

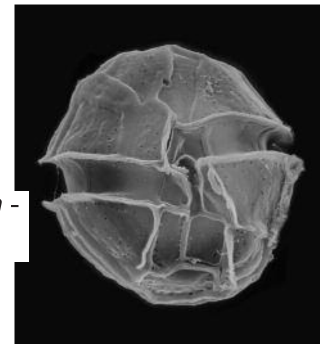
Det er mange slekter innenfor denne ordenen, noen av dem har giftproduserende arter slik som ***Karenia mikimotoi**.* Denne skaper problemer spesielt for fiskeoppdrettsindustrien.



Karenia mikimotoi
SEMgrafi

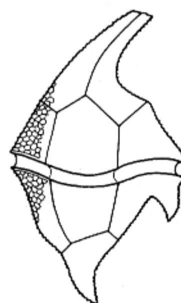
Orden GONYAULACALES har arter med en vel utviklet cellevegg av presist utformede plater både i furene og theka forøvrig.

Slekten ***Alexandrium*** er marin og en viktig PSP-gift podusent med flere arter i våre farvann.

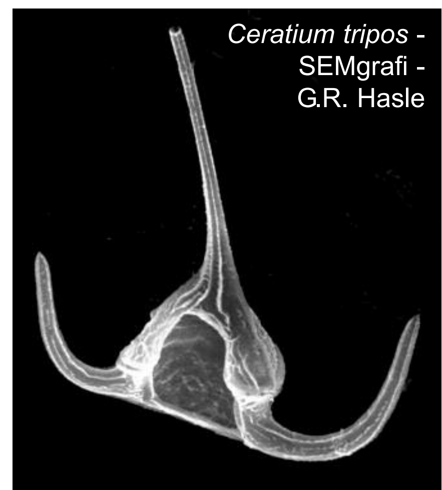


Alexandrium minutum -
SEMgrafi - K. Tangen

Slekten ***Ceratium*** finnes både i ferskvann og marint. I kystvannet finnes fire-fem arter i hele sammerhalvået og ofte også sent på høsten. Marine arter er foreslått skilt ut i egen slekt ***Neoceratium**.*



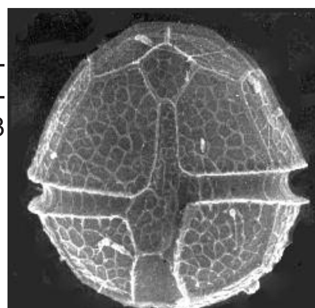
Ceratium cornutum -
etter Tikkanen & Willén
1992



Ceratium tripos -
SEMgrafi -
G.R. Hasle

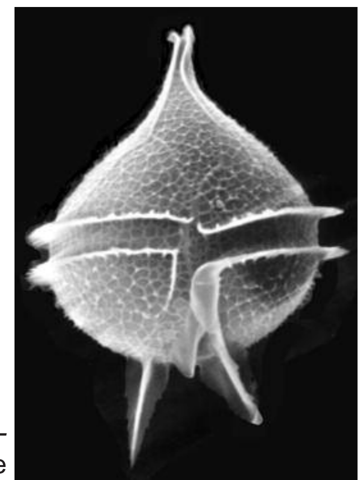
Orden PERIDINIALES omfatter arter med cellevegg og presist utformede plater.

Slekten ***Peridinium*** finnes bare i ferskvann.



Peridinium wolsii -
SEM-grafi -
B. Stabell 1993

Slekten ***Protoperidinium*** er heterotrof, marin og representert med mange arter i våre farvann



Protoperidinium steinii -
SEMgrafi - G.R.Hasle

Phylum EUGLENOZOA

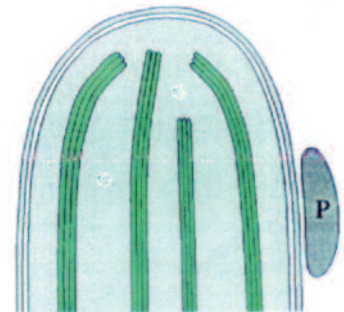
Phylum Euglenozoa (divisjon Euglenophyta) har celler hvor flagellene kommer ut fra en innposning (flagellkanal og reservoar) i cellen. Det er én, to eller flere flageller. Flagellene har paraflagellar stav (en struktur parallelt med axonemet). Mitokondriene har skiveformede cristae. Kloroplastene (der de finnes) er omgitt av tre membraner uten forbindelse til kjernemembranen. Euglenozoa har alltid vært sett på som isolert særegne flagellater. De fleste beskrevne formene er fargeløse med til dels avanserte næringsopptaksorganeller.

Klasse EUGLENOPHYCEAE - øyealger

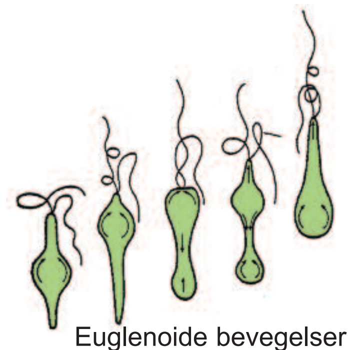
Klassen Euglenophyceae som omfatter både autotrofe og heterotrofe former, er karakterisert ved at cellene har en pellicula under cellemembranen, en stor kjerne med kondenserte kromosomer også i interfasen og flagellene kommer ut fra en innposning (flagellkanal og reservoar) i cellen.

KARAKTERISTISKE TREKK

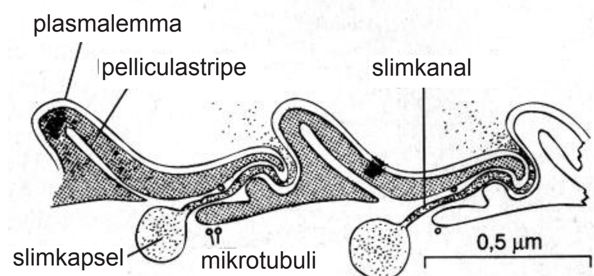
Tilstandsform: Encellede og noen få kolonidannede former
Cellevegg: Pellicula, en fleksibel protein-"vegg" under cellemembranen
Flageller: To eller flere, med fine hår, og paraflagellar stav
Formering: Vegetativ ved todeling, kjønnet formering ikke kjent
Kloroplaster: En eller flere, klart grønne, eller kloroplaster mangler
Opplagsnæring: Paramylon = fast ß-1,3 glucan
Ernæring: Autotrof (noen få er mixotrofe) eller heterotrof
Forekomst: Planktonisk, bentisk, psammobisk og parasittisk
Utbredelse: I kystvannet og oseanisk, i innsjøer og elver



TILSTANDSFORM / MORFOLOGI
Euglenophyceene er encellede former med en apikal til subapikal kanal som fører inn til et reservoar (som tar imot veske fra en pulserende vakuole hos ferskvannsformene). Mange av artene er formforanderlige med såkalte euglenoide bevegelser, en oppsvulming av cytoplasmaet som flytter seg fra bakenden mot flagellenden.

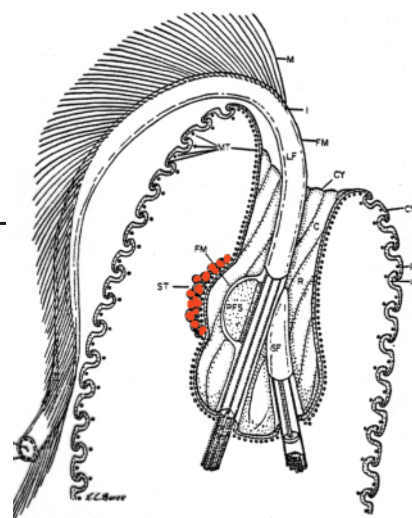

Euglenoide bevegelser

CELLEVEGG/PELLICULA
Euglenophyceene har typisk en pellicula, et tett system av proteinbånd som går i spiral rundt cellen like under cellemembranen. Skillet mellom båndene gir ofte cellene en karakteristisk stripet ornamentering. Noen arter har fast form, mens proteinbåndene hos andre kan gli i forhold til hverandre og gi cellene mulighet for formforandring; euglenoide bevegelser. Samme art kan derfor variere sterkt i form f.eks. i fiksert materiale.



Pellicula hos *Euglena* - etter Leedale *et al.* 1967

FLAGELLER
Flagellene har fine hår i grupper og en forsterket kant, paraxial stav som løper parallelt med axonemet. Flagellene kommer ut fra bunnen av reservoaret og fortsetter gjennom kanalen. Hovedflagellen(e) har en (lysfølsom) fortykkelse og fritt i cytoplasmaet (dvs uavhengig av kloroplastene) og nær til kanalveggen ligger en (oftest) stor øyeflekk, like ved flagellfortykkelsen. Til sammen utgjør de et lysfølsomt organell som setter cellen istand til å orientere seg i forhold til lysstyrke og retning.



Reservoar med kanal og flageller hos *Euglena* - etter Buetow 1968

KJERNEN
Kjernen har alltid kondenserte kromosomer, den er stor og ofte synlig i lysmikroskopet.

KLOROPLASTER
Kloroplastene hos de autotrofe artene har klorofyll *a* og *b*, og har klar grønn farge. Det kan være én enkel (eventuelt retikulert) kloroplast med én pyrenoide, mange kloroplaster med hver sin pyrenoide, eller det er mange som stråler ut fra et (f.eks. *Eutreptia pertyi*) eller to paramylonsentre (*Eutreptiella braarudii*)

OPPLAGSNÆRING / RESERVESTOFFER
Opplagsnæringen er paramylon, et fast ß-1,3 gluco-pyranosid som sees som lysbrytende korn spesielt omkring pyrenoiden, men også ellers i cellen. Paramylon er vanskelig å farge.

ERNÆRING
Ernæringen kan være autotrof, mixotrof eller hetrotrof, og det har vært vist eksperimentelt at arter av *Euglena* kan leve i mørke med oppløst organisk næring og tilbakedannelse av plastidene.

FORMERING
Formeringen er ukjønnet ved todeling.

FOREKOMST
Det er relativt få frittlevende autotrofe euglenophycé-arter, de fleste lever i nær kontakt med sand og mudder. Enkelte arter danner masseforekomster når næringsforholdene er gunstige (f.eks. *Euglena acus* i gårdsdammer).

UTBREDELSE
I ferskvann og marint kystvann.

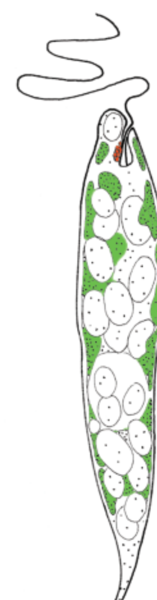
ÅRSSYKLUS
Normalt i temperert vann, men enkelte arter er kaldtstenoterme (f.eks. *Eutreptiella braarudii* som er årviss i Oslofjorden i mars måned ved vanntemperatur omkring 4°C.

UTVALGTE EKSEMPLER
Euglena
med bare én fri flagell

Eutreptiella
med to eller fire frie flageller



Eutreptiella braarudii



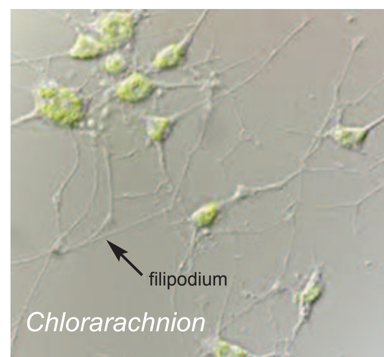
Euglena proxima

Phylum CERCOZOA
Klasse CHLORARACHNIOPHYCEAE

Få arter. Har først og fremst fylogenetisk interesse. Slekter *Chlorarachnion*, *Bigelowiella* oa.

KARAKTERISTISKE TREKK

Tilstandsform: Nakne celler forbundet i uregemessige kolonier ved filopodier
Cellevegg: Nakne plasmodier
Flageller: Én flagell finnes hos zoosporene
Formering: Vegetativ ved todeling?
Kloroplaster: Omgitt av fire membraner, med lameller av 1-3 thylakoider, og uten beltelamell. Med klorofyll *a* og *b*. Stilket pyrenoide med paramylonkappe. Med nukleomorf.
Opplagsnæring: Paramylon = fast ß-1,3 glucan
Ernæring: Autotrofe, mixotrofe
Forekomst: Epifyttisk, plankton
Utbredelse: Marin, varmt vann

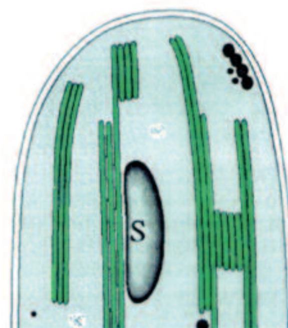


etter huimeiyoga.com

Grønnalger i vid forstand (sensu lato)

Kjernens delingsmønster har vært viktige kriterier i inndelingen av de grønne algene, og så mange som 13 klasser er skilt ut. Her vil vi begrense antallet til 9 fordelt på 2 phyla (Chlorophyta og Charophyta).

KARAKTERISTISKE TREKK
Tilstandsform: Både éncellede og kolonidannede, trådformede og parenkymatiske former er kjent
Cellevegg: Med veklslende sammensetning, eller den kan mangle
Flageller: Isokonte med typisk 2, 4, 8 eller 16 like flageller når de vegetative cellene er flagellater, svermere av trådformede og tallus formede arter har med få unntak 2 (glatte) flageller
Formering: Vegetativ ved todeling, isogami til oogami
Kjerne- og celledeling: Flere typer kjernedeling, mitose og celledeling, cytokinese
Kloroplaster: Er omgitt av en dobbel membran
Opplagsnæring: Stivelse som ligger i kloroplast-stroma, tildels som skjold rundt pyrenoiden
Ernæring: Autotrof, noen er mixotrofe eller heterotrofe
Forekomst: Plankton og bentos
Utbredelse: I kystvannet og oseanisk (Prasinophyceae), i brakkvann, innsjøer og elver (i alle fuktige habitater)



TILSTANDSFORM / MORFOLOGI

Gruppen er svært formrik spesielt innen de mange éncellede artene. Faste kolonikonfigurasjoner og mer variable *Palmella*-stadier, såvel som trådformede og parenkymatiske former er kjent.

CELLEVEGG

Celleveggen består vanlig av et fibrillært og et amoft lag, men den kjemiske sammensetningen varier fra klasse til klasse.

FLAGELLER

Flagellene glatte eller med organiske skjell. De kan være tydelig heterodynamiske (bevege seg på forskjellig måte f.eks.*Mamiella, Nephroselmis*), isodynamiske (f.eks. *Chlamydomonas*) eller faseforsskjøvet isodynamisk bevegelse (f.eks.*Pyramimonas*). Hos kolonidannende flagellater kan flagellbevegelsen være koordinert slik at kolonien kan bestemme svømmeretningen (f.eks. *Volvox*). Hos noen klasser (f.eks. Ulvophyceae) finnes flageller bare hos sporer og gameter.

VEKST OG FORMERING

Den vegetative formeringen hos éncellede grønnalger skjer ikke bare ved todeling, men også ved deling i 4, 8 eller 16 celler innenfor morcellens vegg.

KJERNE- OG CELLEDELING

Det kan skilles mellom 8 ulike typer mitose og cytokinese innen phylumet. Mitosen kan være åpen; dvs. at kjernemembanen tilbakedannes under kjernedlingen, eller lukket; dvs. at kjernemembranen beholdes under delingen. Cytokinesen kan videre skje ved innsnøring av cellemembranen slik vi ser hos flagellater som deler seg mens de svømmer f.eks. *Pyramimonas* (Prasinophyceae), ved at det dannes en delingsplate i cytolasmaet slik vi ser i mange trådformede celler f.eks. *Ulothrix* (Ulvophyceae). Måten mitosen gjennomføres på, om telofasespindelen er temporær (midlertidig) eller persisterende (vedvarende) bidrar ytterligere til å karakterisere mitosen. Likeledes vil måten delingsfuren eller delingsplaten dannes på karakterisere cytokinesen.

KLOROPLASTER

Kloroplastene som er omgitt av to membraner og har vekslende antall thylakoider i lamellene, innholder i tillegg til klorofyll a og b, også en del tilleggspigmenter; xanthophyllene lutein, zeaxanthin, violaxanthin, antheraxanthin og neoxanthin.

PYRENOIDER

Pyrenoiden ligger inne i kloroplasten og er vanligvis omgitt av en stivelseskappe.

ØYEFLEKK

Øyeflekken som er dannet av flere lag med karotenoidholdige oljedråper, ligger like under kloroplast-membranen hos de fleste av flagellatformene. Hos encellede former uten flageller og flercellede former mangler øyeflekk.

OPPLAGSNÆRING

Opplagsnæringen er hovedsaklig stivelse, et α-1,4 glucan, og finnes i kloroplaststroma og omkring pyrenoiden

FOREKOMST

Ulike former av grønnalger finnes i alle typer av fuktige habitater hvor det er tilstrekkelig lys for fotosyntese.

Phylum CHLOROPHYTA - grønnalger

omfatter en rekke klasser hvorav de viktigste er **PRASINOPHYCEAE**, **CHLOROPHYCEAE** og **ULVOPHYCEAE** med representanter henholdvis blant mikroalgene, mikro- og makroalgene og makroalgene. Kjernens delingsmønster har vært viktige kriterier i inndelingen av de grønne algene.

Klasse PRASINOPHYCEAE, MAMIELLOPHYCEAE og CHLORODENDROPHYCEAE - olivengrønnalger

Klassene er de mest alminnelige Chlorophyta-klassene i marint fytoplankton, men fastsittede former finnes også. Prasinophyceene er karakterisert ved å ha submikroskopiske organiske skjell på flagellene og celleoverflaten (i bevegelig fase). Klassen er kjent siden Prekambrium og mangfoldet av de resistente phycomastadiene økte mot Paleozoicum.

KARAKTERISTISKE TREKK

Tilstandsform/morfologi: Alle artene er éncellede; flagellater eller coccoide former
Cellevegg: Finnes bare hos enkelte stadier (phycomastadier). Normalt er både cellene og flagellene er dekket med artsspesifikke skjell
Flageller: En, to, 4 eller 16 er like, og dekket med artsspesifikke skjell
Formering: Vegetativ ved todeling, eller ved phycomastadier som gir opphav til opptil 512 datterceller.
Kloroplaster: En eller flere (unge phycomastadier)
Opplagsnæring/reservestoffer: Stivelse
Ernæring: Autotrof, noen få er mixotrofe
Forekomst: Marint og i brakkvann, primært i plankton, men sessile (fastsittenede) former forekommer (f.eks. *Prasinocladus*)
Utbredelse: Kystvann og oseanisk

TILSTANDSFORM / MORFOLOGI
Olivengrønnalgene forekommer som skjellkledte flagellater eller coccoide phycoma-stadier. Skjellene og phycomaveggen er artsspesifikt utformet. Cellestørrelsen varierer fra 1,5 til 20 µm for flagellatene, opptil mer enn 0,5 mm for ubevegelige phycomastadier.

CELLEVEGG
Cellene kan være solitære eller i koloni, skjellene kan danne skjelltheka (Chlorodendrophyceae) som ser ut som en cellevegg, men med en spalte for flagellene i bevegelige stadier. Phycomata er coccoide stadier omgitt av en resistent ytre vegg som gjør at de kan finnes fossilt. Utformingen av phycomaveggen er artsspesifikk og gjennom det fossile materialet kan en følge slektenes og artenes historie.

FLAGELLER
Flagellene hos prasinophyceene er dekket med flere typer skjell av organisk materiale, også hårformede skjell. Skjellene lages i vesikler fra golgi-komplekset og bringes ut til flagellbasis.

FORMERING
Vanlig vegetativ formering foregår ved todeling av cellen, men gjennom dannelse av phycomastadier og modningen av disse kan så mange som 512 nye flagellatceller frigjøres.

KLOROPLASTER
Kloroplasten som kan inneholde prasinoxanthin er olivengrønn, ofte klokkeformet eller fliket, med rødorange øyeflekk. Det lysfølsomme stoffet ligger i plasmalemma like overfor øyeflekken.

OPPLAGSNÆRING / RESERVESTOFFER
Opplagsnæringen er stivelse (i en form som gir brunlig farge med I_2•KI).

ERNÆRING
Olivengrønnalgene er overveiende autotrofe, men næringsvakuoler er funnet hos én art (*Cymbomonas tetramitiformis*).

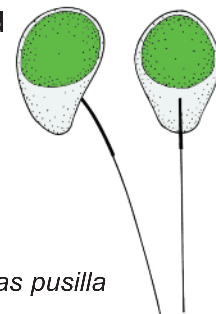
FOREKOMST
Olivengrønnalgene forekommer i kystvannet og oseanisk i mikroplankton (f.eks. *Halosphaera*, *Pterosperma*), i nanoplankton (f.eks. *Pyramimonas*) og i picoplankton (f.eks. *Micromonas*).

IDENTIFISERING
I lysmikroskopet virker kloroplastfargen ofte mer skittengrønn enn den klare grønnfargen hos chlorophyceene.

SYSTEMATISK INNDELING
De tre viktigste ordenene er MAMIELLALES med til dels meget små former (1-5 µm.), CHLORODENDRALES med skjellkledte celler, eller med skjelltheka, og PYRAMIMONADALES med skjellkledte bevegelige celler eller ikke-bevegelige phycomastadier med cellevegg.

UTVALGTE EKSEMPLER:

Klasse MAMIELLALOPHYCEAE
Orden MAMIELLALES
Micromonas pusilla er en picoplanktonflagellat med global utbredelse. Den finnes regelmessig i kystvannet og oseanisk. Størrelse 1,5-2,5 µm, med én flagell og uten skjell.





Micromonas pusilla

Klasse CHLORODENDROPHYCEAE
Orden CHLORODENDRALES

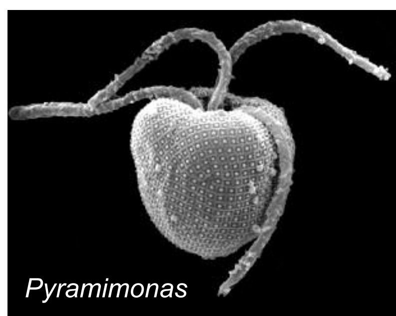
Tetraselmis har fire flageller og er omgitt av et vegglignende skjelltheka. Finnes vanligst i beskyttede områder og fjærepytter.



Tetraselmis

Klasse PRASINOPHYCEAE
Orden Pyramimonadales

Pyramimonas-arter er vanlige i kystvannet, men av de ialt 70 beskrevne artene er det også mange fra ferskvann



Pyramimonas

Pterosperma-arter identifiseres enklest i PHYCOMA-stadiet, minst 12 arter finnes i kystvannet



Pterosperma vanhoeffenii - phycoma

Klasse CHLOROPHYCEAE

I denne klassen finner vi både éncellede og flercellede arter, men de fleste er relativt små.

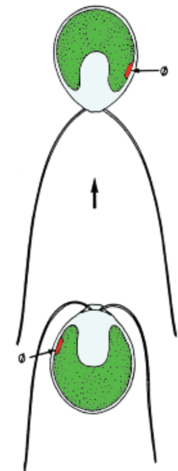
KARAKTERISTISKE TREKK

Tilstandsform/morfologi: Flagellater, coccoide og trådformede
Cellevegg: Flagellatformer med glycoprotein-vegg, coccoide med polysaccharid-vegg, til dels med sporopollenin-forsterkning, men kan også mangle helt
Flageller: Flagellene glatte
Formering: Vegetativ deling i 2, 4 eller 8 datterceller, lukket mitose
Kloroplaster: En, to eller flere, eventuelt en retikulert
Opplagsnæring/reservestoffer: Stivelse
Ernæring: Autotrof, enkelte er mixotrofe eller heterotrofe
Forekomst: Ferskvann, bare få arter marine

TILSTANDSFORM / MORFOLOGI
Nakne flagellater (f.eks. *Dunaliella*) og flagellater med vegg (f.eks. *Chlamydomonas*) er vanlige, men de coccoide formene (f.eks. *Scenedesmus*) dominerer klassen i artstall. Også trådformede arter finnes (f.eks. *Draparnaldia* og *Oedogonium*).

CELLEVEGG
Cellene kan være nakne (f.eks. *Dunaliella*) eller omgitt av en glykoprotein-vegg (f.eks. *Chlamydomonas*).

FLAGELLER
Flagellene, oftest to eller fire, er glatte.

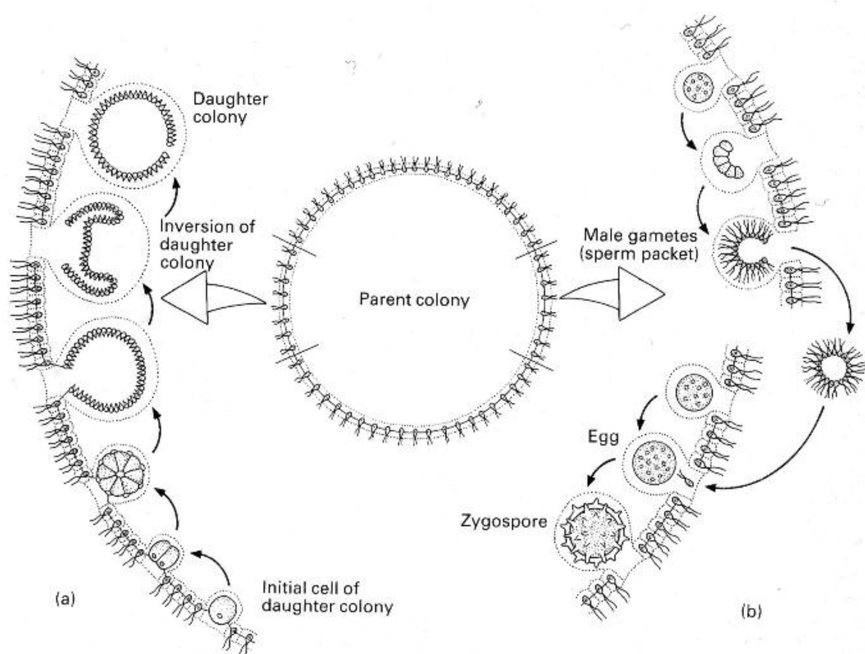


Glatte flageller skyver cellene (s = øyeflekk)

FORMERING
Vegetativ formering ved todeling er vanlig hos nakne encellede former. Hos coccoide kan det være to-, fire- eller mange-deling.
Kjønnet formering er beskrevet hos både éncellede (f.eks. *Chlamydomonas*), kolonidannende (f.eks. *Volvox*) og trådformede (f.eks. *Oedogonium*).

KLOROPLASTER
Kloroplastene er omgitt av en dobbel membran uten tilknytning til kjernen, og thylakoidene danner uregelmessige stabler (pseudograna).

De coccoide, trådformede eller parenkymatiske artene har plateformede grønne kloroplaster. Hos flagellatartene er det en enkel klokkeformet kloroplast ofte med en rødoransje øyeflekk. Det lysfølsomme rhodopsin ligger i plasmalemma like overfor øyeflekken (hos *Chlamydomonas*).



Volvox, stadier i livssyklus etter Smith 1995 fra South & Whittick 1987

OPPLAGSNÆRING / RESERVESTOFFER
Stivelse er hovedopplagsnæringen hos alle grønnalgene og finnes som korn i kloroplaststroma, spesielt omkring pyrenoiden, denne stivelsen farges blå av jod.

ERNÆRING
Autotrofe former er mest vanlige.

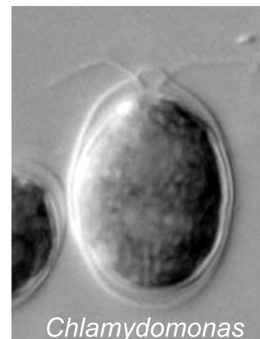
SYSTEMATISK INNDELING
I orden VOLVOCALES er det nakne og veggbærende flagellatformer, og kolonidannende former. Orden OEDOGONIALES har trådformede arter og komplisert livssyklus.

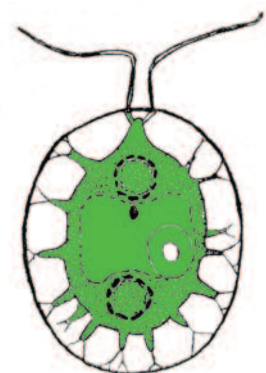
UTVALGTE EKSEMPLER

Orden VOLVOCALES

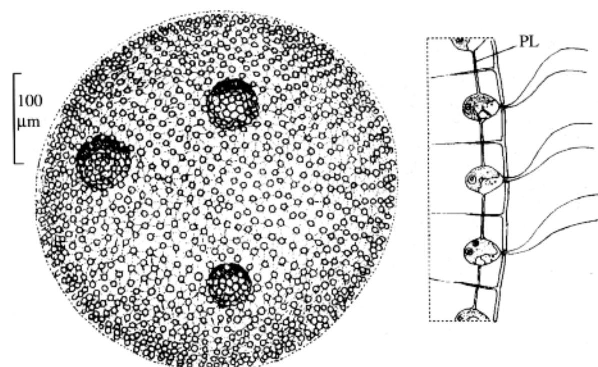
Chlamydomonas
Arter med cellevegg og to flageller.

Haematococcus
har er geleaktig lag rundt cellen og et tykkvegget coccoid stadium med sterk rød farge på grunn av akkumulert ASTAXANTHIN.


Chlamydomonas


Haematococcus droebakensis

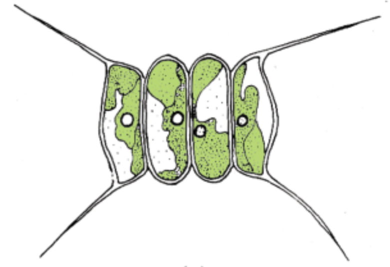
Volvox
er kolonidannende med både vegetativ og kjønnet formering, se skjematisk livssyklus på side 70.



Volvox - fra van den Hoek *et al.* 1995

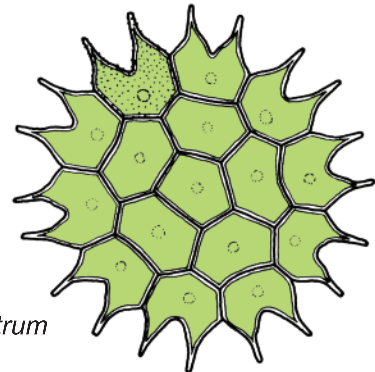
Orden SPHAEROPHALES

Scenedesmus
har vegg som er forsterket med et sporopolleninlignende materiale, og danner kolonier med celler i rekke. Det er kjent mer enn 100 arter av slekten som er spesielt vanlig i næringsrikt ferskvann og brakkvann.



Scenedesmus

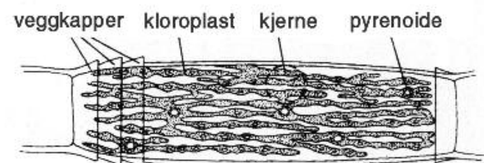
Pediastrum
har en silisium-forsterket cellevegg, og danner flate enlagede radiære kolonier. Slekten er svært vanlig planktonisk i næringsrikt ferskvann



Pediastrum

Orden OEDOGONIALES

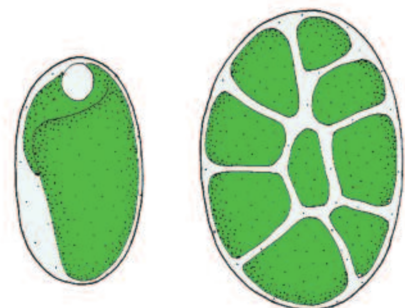
Oedogonium
har trådformet thallus
som kan formere seg aseksuelt ved stefanokonte (flagellene sitter i en ring rundt forenden) zoosporer eller seksuelt ved oogami.



Oedogonium, vegetativ celle
- etter van den Hoek *et al.* 1995.

Klasse TREBOUXIOPHYCEAE

fv/m/terrestrisk, encellede/flercellede, bentos, plankton, symbiontisk i lav, ca. 15 slekter (f.eks. *Chlorella, Trebouxia, Prasiola*)



Chlorella marina med delingsstadium

Chlorella
er coccoide enkeltceller med deling i 2,4 eller 8 datterceller. finnes både marint og i ferskvann.

Klasse ULVOPHYCEAE

Denne klassen inkluderer noen av de største og mest vanlige representantene for grønnalgene. I våre farvann er det kanskje grønske (*Ulva* spp.) og havsalat (*Ulva lactuca*) som er de man legger merke til. I tropiske strøk er det andre arter og slekter som dominerer, eks. *Halimeda* spp. og *Caulerpa* spp. *Caulerpa taxifolia* er en alge som "rømte" fra akvariet i Monaco og har spredd seg rundt i Middelhavet. Denne algen overgror alt og er blitt en pest og en plage.

De fleste representantene for denne klassen er marine, men i eutrofe ferskvann kan oppblomstringer forekomme, eks. av slektene grønndusk (*Cladophora* spp.) og grønnhår (*Ulothrix* spp.). Noen representanter finnes også i terrestre miljø, eks. *Trentepohlia* sp. som danner et rød-orange overtrekk på trær eller på fjell i fuktige områder.

Innenfor denne klassen finnes en gruppe alger som betegnes coenocytiske. Dette betyr at de har flere kjerner. I tillegg er de siphonale, noe som betyr at de i prinsippet er bygget som en stor celle uten tverrvegger (siphon er gresk og betyr rør). Dette medfører at disse algene er et stort sammenhengende cytoplasma innenfor en cellevegg. Representanter i vår flora innenfor denne gruppen er pollpryd (*Codium fragile*) og grønnfjær (*Bryopsis plumosa*).

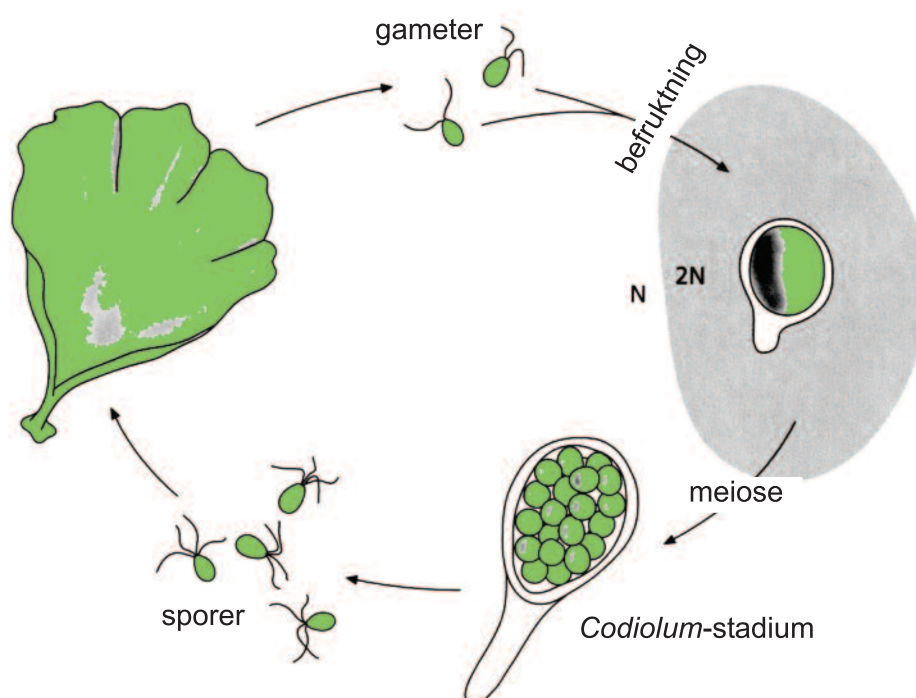
KARAKTERISTISKE TREKK

Tillstandsform/morfologi: Encellede uten flageller, ugrenete eller grenete uniseriate tråder, bladformer, siphonale.
Cellevegg: Cellulose. Noen arter har kalk i celleveggen, eks. slektene *Caulerpa* og *Halimeda*.
Flageller: Det vanlige er at gametene har to glatte like flageller, mens sporene har 4 glatte flageller. Hos eks. *Bryopsis* og *Derbesia* finnes såkalte stefanokonte sporer. Dette er sporer med en ring av flageller på toppen, nesten som en krone.
Mitose/cytokinese: Mitosen er lukket, dvs at kjernemembranen forblir intakt under kjernedelingsprosessen. Celleveggdannelsen skjer ved innsnøring fra plasmamembranen.
Formering/livssyklus: Innenfor klassen finnes to hovedtyper, sporisk meiose (meiose medfører dannelse av sporer, eks. havsalat, *Ulva lactuca*), og zygotisk meiose (meiosen skjer idet zygoten skal spire, eks. vanlig grønnhinne, *Monostroma grevellei*). En zygotisk meiose medfører en haplontisk livssyklus, der bare selve zygoten er diploid.
Kloroplaster: En eller flere kloroplaster pr. celle. Kloroplastene kan være skiveformete, belteformede eller nettformete.
Pigmenter: Som andre Chlorophyta: klorofyll *a* + *b*, karotenoider. Noen alger har særegne karotenoider (eks. *Caulerpa* - siphonoxanthin og siphonein).
Opplagsnæring: Stivelse, som korn i tilknyttning til pyrenoider. Fett kan forekomme.
Forekomst/voksesteder: Alt overveiende i marine miljø. Det finnes imidlertid representanter i ferskvann og i terrestre miljøer. Rundt 100 slekter og 1100 arter regnes i dag innenfor klassen Ulvophyceae.

TILSTANDSFORM / MORFOLOGI

Det kan diskuteres om det finnes encellede representanter innenfor denne klassen. Tidligere beskrev man en encellet alge for *Codiolum* sp. Senere har det vist seg at denne algen inngår i livssyklus til andre arter, den representerer zygoten i en haplontisk livssyklus. Algene kan være uniseriat ugrenet eks. grønnsli og grønnhår (*Urospora* sp., *Ulothrix* sp.), uniseriat grenet, eks. grønndusk (slekten *Cladophora*) og grønndott (slekten *Acrosiphonia*); bladformet ett cellelag tykt eks. grønnhinne (slekten *Monostroma*, mono = ett, stroma = cellelag), bladformet to cellelag tykt eks. havsalat (*Ulva lactuca*), rørformet eks. grønske (slekten *Ulva*) eller siphonale eks. grønnfjær (*Bryopsis plumosa*) og pollpryd (*Codium fragile*).

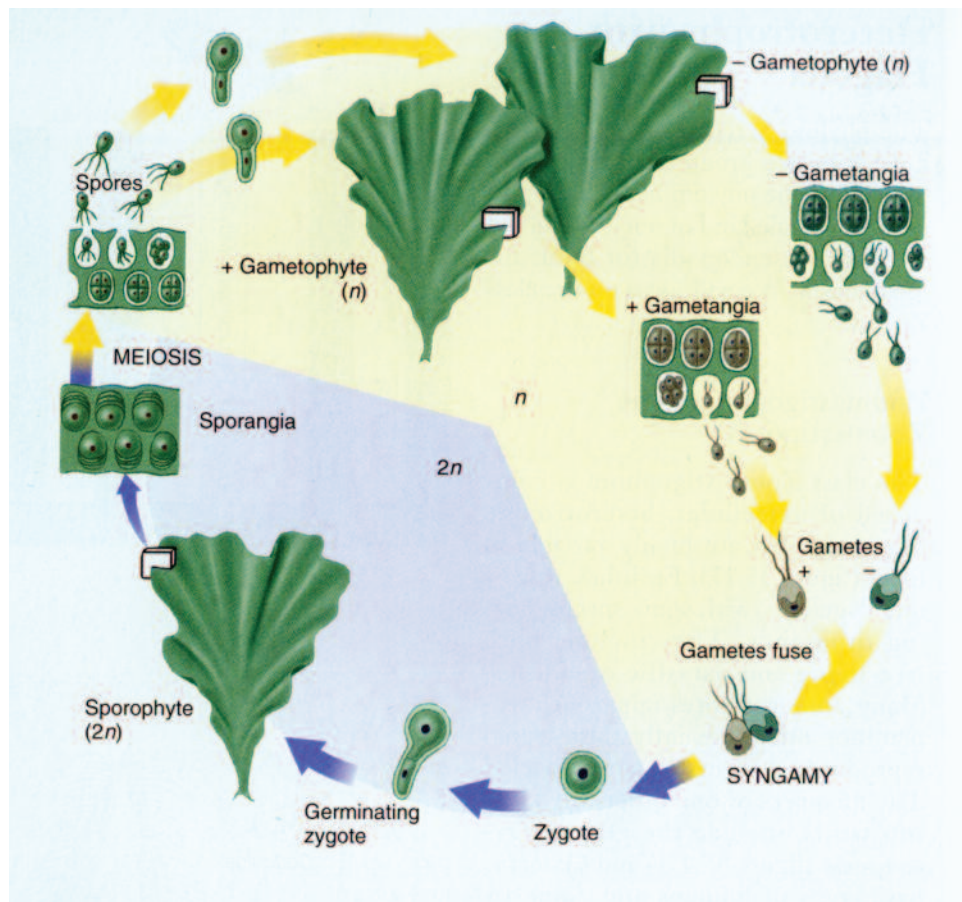
FORMERING OG LIVSSYKLUS
En zygotisk meiose innebærer at det skjer en meiose idet zygoten skal spire. En slik livssyklus kalles også for en haplontisk syklus. Dette innebærer at zygoten er det eneste stadiet i livssyklus som er dipoid. Dette diploide stadiet ble tidligere beskrevet som en egen art, *Codiolum* sp. Dette stadiet kan vokse sammen med andre alger, gjerne i røde skorper uten kalk i celleveggen. Alger som har et slikt *Codiolum*-stadium i sin livssyklus grupperes gjerne sammen i orden Ulotrichales. Vanlige representanter i vår flora fra denne ordenen er slektene *Ulothrix*, *Urospora*, *Acrosiphonia*, og *Monostroma*.



Figur som viser livssyklus hos grønnhinne (*Monostroma* sp.). Legg merke til at det bare er zygoten som er diploid, alle andre stadier er haploide. Legg også merke til at sporene har 4 flageller, mens gametene har 2 (etter Graham & Wilcox 2000).

Det er et diskusjonsspørsmål om en livssyklus av denne typen skal kalles en haplontisk eller om den skal kalles en heteromorf diplohaplontisk livssyklus. I det siste tilfellet vil man da si at *Codiolum*-stadiet representerer en mikroskopisk frittlevende sporofytt. Ofte finner man dette *Codiolum*-stadiet frittlevende, og det er derfor det en gang i tiden fikk rang som egen slekt. Det blir et definisjonsspørsmål hva man velger og man finner forskjellige tolkninger i forskjellige lære-bøker.

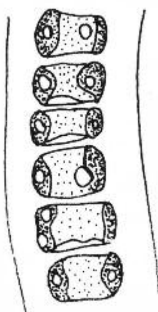
Innenfor orden Ulvales forekommer en diplohaplontisk livssyklus med isogami eller anisogami. Både gameter og sporer har flageller, henholdsvis 2 og 4. Representanter innenfor denne grup-pen er slekten *Enteromorpha* (*enteron* (gresk) = tarm, *morphe* (gresk) = form). Denne slekten inneholder mange arter som kan være tildels meget vanskelige å skille fra hverandre. Ny forsk-ning har vist at det ikke lenger er noe biologisk grunnlag for å skille *Enteromorpha* fra *Ulva*, som er to cellelag tykk. Også innenfor orden Siphonocladales forekommer denne type livssyklus. Denne siste gruppen skilles fra Ulvales ved at de har mange kjerner pr. celle. Begge er imidlertid delt med tverrvegger. Representanter innenfor Siphonocladales hos oss er slekten *Cladophora* (grønndusk) vanlig i både salt- og ferskvann. Slekten inneholder mange arter som er svært vanskelig å holde fra hverandre. Andre er kryptråd (*Rhizoclonium riparium*) og slekten snøre (*Chaetomorpha*).



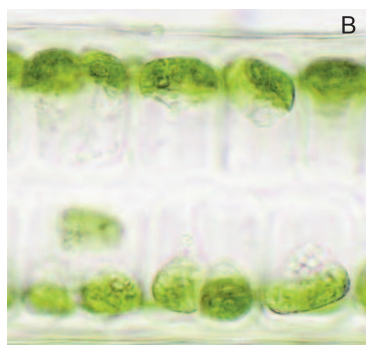
Figur som viser livssyklus hos havsalat (*Ulva lactuca*). Dette er en diplohaplontisk livssyklus med isogami (i følge van den Hoek, en av vår tids store grønnalgeeksperter er gametene ulike, dvs. anisogami). Også her har sporene 4 flageller, mens gametene har to. Siden man ikke kan skille mellom hann og hunnlige gameter kalles de her for + og - gameter, som da dannes på + og - gametofytter (etter Raven & Johnson 2002).

UTVALGTE EKSEMPLER:

Grønnhår (***Ulothrix*** spp.) er ugrenete uniseriate tråder med en belteformet kloroplast. Ofte er cellene breiere enn de er høye. De lyse prikkene er pyrenoider.



Ulva lactuca A. Habitus. B. Tverrsnitt som viser at algen er to cellelag tykk.



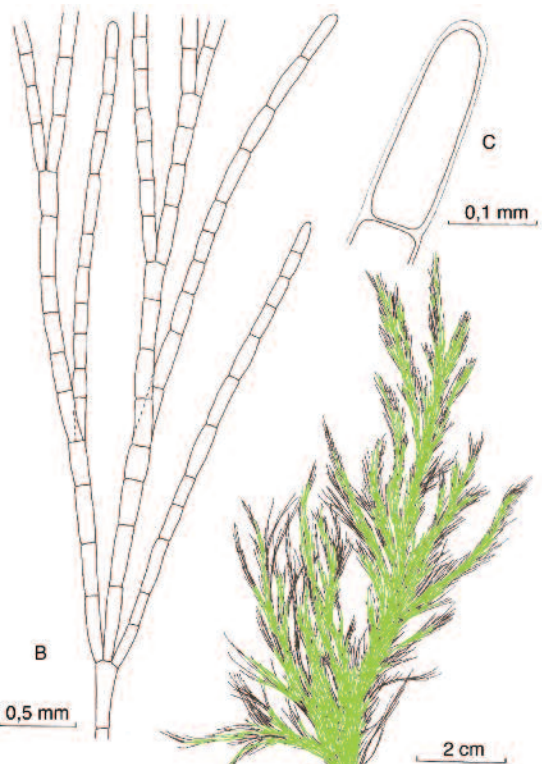
Havsalat (***Ulva lactuca***)



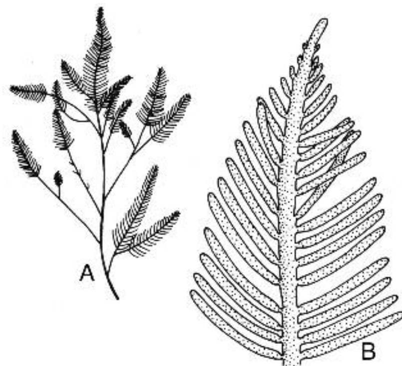


Ulva intestinalis (tidligere *Enteromorpha intestinalis*) - tarmgrønske i fjærepytt.

Vanlig grønndusk (***Cladophora rupestris***).
Til høyre: A. Habitus. Ofte mørk grønn farge og noe stiv i strukturen. B. Detalj av oppbygningen. Legg merke til at grenene går ut fra samme nivå, en falsk gaffelgrening. Ofte mer enn to grener ut fra samme celle. C. Tydelig avrundet toppcelle.



Grønnfjær (***Bryopsis plumosa***).



A. Habitus. B. Detalj som viser at algen ikke har noen tverrvegger. I prinsippet et langt forgrenet rør med mange kloroplaster og kjerner - et sammenhengende cytoplasma - en siphonal oppbygning.

Phylum CHAROPHYTA

Omfatter den utviklingslinjen innen Chlorophyta (grønnalger i vid forstand) som kan føres videre til moser og karplanter. Charophyta inkluderer både kransalger klasse Charophyceae, klasse Zygnematophyceae (med bl.a. den artsrike gruppen desmidiacéer) og klasse Coleochaetophyceae, som har flest grunnleggende karakterer felles med landplanter.

KARAKTERISTISKE TREKK

Tilstandsform/ morfologi: Éncellede, trådformede eller med komplisert tallus
Cellevegg: Cellulose
Flageller: To laterale eller flageller mangler
Mitose/cytokinese: Åpen mitose
Formering: Konjugasjon eller oogami, haplontisk livssyklus
Kloroplaster: En eller flere
Opplagsnæring: Stivelse
Ernæring: Autotrofe
Utbredelse: I innsjøer, terrestrisk og i brakkvann

TILSTANDSFORM/MORFOLOGI

Bare en slekt er på flagellat-stadiet (*Mesostigma*), innen Zygnematophyeae er det to typer: enten ugrenete, uniseriate tråder (for eksempel *Spirogyra*), eller encellete (desmidiacéer). Kransalger (Charophyceae) har en helt spesiell oppbygging av makroskopiske talli, mens Coleochatetophyceae (for eksempel *Coleochaete*) danner mikroskopiske skorper eller puter som vokser på vannplanter.

CELLEVEGG

Cellulose, mange med et ytre slimlag av pektin og hemicellulose. Detaljerte studier av syntese og arrangement av cellulosens mikrofibriller (i rosetter), viser stor likhet med det en finner hos planter. Noe kransalger har forkalket vegg.

FLAGELLER

Innen Zygnematophyceae mangler flageller (gametene er amøboide). Hos andre er det to flageller som har et lateralt utspring, stigma mangler. Kransalgenes spermatozoider (hannlige gameter) er snodd og likner det en finner hos moser. Flagellrøttene er ikke korsvis organisert som hos andre grønnalger, men mikrotubili danner et bredt ensidig bånd, tilsvarende det en finner hos planter. Det fins også en såkalt "multilayered structure" (MLS). Organiske skjell forekommer på svermerkroppen og dens flageller.

MITOSE/CYTOKINESE

Mitosen er åpen (kjernemembranen tilbakedannes tidlig under kjernedelingen og dannes på nytt under telofasen), spindel persistent under telofasen. Hos noen representanter dannes en fragmoplast (et system av mikrotubili orientert vinkelrett på delingsplanet) og som spiller en rolle ved dannelsen av ny tverrvegg mellom de to datterceller. I noen tilfeller forekommer plasmodesmer i veggen (plasmaforbindelser mellom cellene).

FORMERING/LIVSSYKLUS
Innen Zygnematales konjugasjon. Hos kransalger (Charophyceae) oogami med høyt spesialiserte hannlige og hunnlige gametangier. Hos *Coleochaete* (Coleochaetophyceae) fins oogami der eggcellen ikke frigjøres, men blir sittende på hunplanten til etter zygotedannelsen. Hos noen danner oogonieveggen en utvekst (trichogyne) som fanger opp spermatozoider.
Ved zygotedannelsen induseres naboceller til å vokse opp som et beskyttende hylster. Dette er et trekk som kan peke mot embryofytter.

Livssyklus er haplontisk (zygotisk meiose), og zygoten er ofte en hvilezygote som øker i volum og får en tykk vegg.

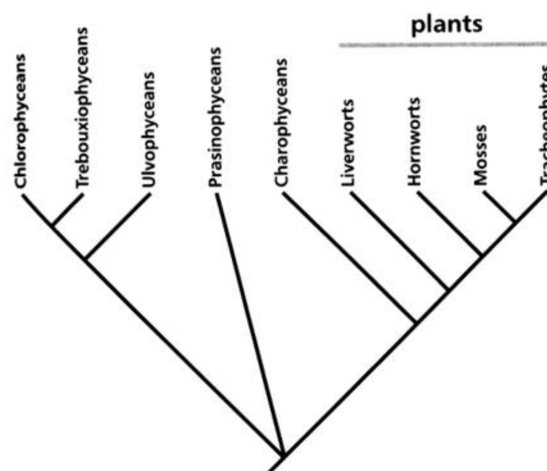
KLOROPLASTER
Én eller flere kloroplaster pr. celle, form og plassering viktig karakter på slektsnivå

PIGMENTER
Som andre Chlorophyta: klorofyll *a* + *b*, karotenoider

OPPLAGSNÆRING
Stivelse dannes som korn i kloroplasten i tilknytning til en pyrenoide.

FOREKOMST/VOKSESTEDER
Alt overveiende i ferskvann og terrestrisk, noen kransalger i brakkvann. Omtrent 13 000 arter (de fleste innen Zygnematales), kransalger med 6 resente og 40 fossile slekter, fossile tilbake til silur (440 millioner år).

Figuren er basert på morfologiske og molekylære karakterer og viser at denne gruppen av grønnalger ligger på samme utviklingslinje som den som fører til moser og karplanter, mens de øvrige grønnalgene hører til en separat utviklingsgren (UTC). Begge grener har oppstått fra encellete flagellater beslektet med dagens prasinophycéer. I alt omfatter gruppen ca 13 000 arter, de fleste av disse fins blant desmidiacéer. Med unntak av noen få kransalger i brakkvann, vokser samtlige alger i denne gruppen i ferskvann eller har et terrestrisk levevis (på trestammer, i *Sphagnum*-myr o.l).



(Graham & Wilcox 2000)

KLASSE CHAROPHYCEAE - kransalger

Kransalger er en gruppe makroskopiske grønnalger som fins i ferskvann og brakkvann, og som har en oppbygning som skiller dem fra andre alger, og kan minne om snelleplanter. Det er bare 6 recente slekter med i alt ca 150 arter. Langt flere er kjent som fossile (40 slekter) og kan spores tilbake til Ordovicium (ca 500 MA). I Norge er det kjent 24 arter (fordelt på 4 slekter), hvorav 21 arter står på den norske rødlisten over truete arter, og bare 4 arter kan regnes som forholdsvis vanlige (bl.a. *Chara globularis* - vanlig kransalge). Mange av artene har spesielle krav til voksemiljøet, og er derfor følsomme ved endringer som for eksempel ved eutrofiering (økt tilførsel av plantenæringssalter som N og særlig P).

I motsetning til de fleste andre alger vokser kransalger på bløtbunn og er festet med rotliknende celletråder (RHIZOIDER) som også kan ta opp næring. Størrelsen er fra et par cm og inntil 1 m høye. Kransalgene har en helt spesiell oppbygning som består av langstrakte skudd som bærer kranser av kortskudd. Veksten er apikal (toppcellevekst) og skuddet er differensiert i avvekslende kortceller (nodier) og langceller (internodier). Internodiene strekkes betydelig i lengderetningen og cellene kan bli mer enn 10 cm lange (derfor mye bruk i cellebiologiske eksperimenter).





fertil gren



antheridium



oogonium



oospore

Kransgrenene går alltid ut fra nodiene. Hos slekten *Chara* er skuddene dekket av mindre, langstrakte barkcellerrekker, som likeledes består av avvekslende korte og lange celler.

Kjønnet formering er en spesialisert form for oogami, og både oogoniet og antheridiene er spesielt utformet. Oogoniene er omgitt av 5 spiralsnodde, sterile celler som danner en "krone" på toppen. Det hannlige formeringsorgan (antheridiet) er kuleformet og satt sammen av 8 celler (SKJOLDCELLER) som danner overflaten. På undersiden av skjoldcellene vokser det ut noen uniseriate cellerekker (SPERMATOGENE TRÅDER), og i hver celle utvikles det en spermatozoid. Antheridiene har ofte en rød-orange farge og ses lett med det blotte øye. Noen arter er monøsiske, andre er diøsiske.

Etter befruktningen fortykkes zygotens cellevegg og blir til en hvilezygote (kalles også OOSPORE eller ZYGOSPORE) som er meget bestandig (zygoteveggen har et sporopollenin-likende lag). I fossilt materiale er de kjent som GYROGONITER.

Ved zygotens spiring skjer det en meiose, og en ny generasjon kransalge utvikles. Kransalgene er altså haplonter (ZYGOTISK MEIOSE).

Klasse ZYGNEMATOPHYCEAE

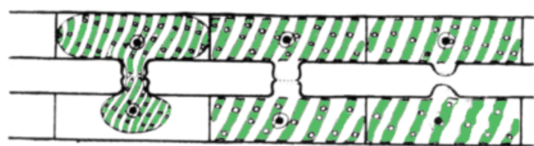
Orden ZYGNEMATALES



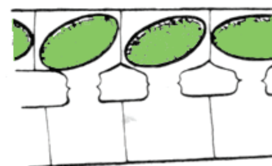
Spirogyra

En stor slekt med ca 200 beskrevne arter. Algen består av uniseriate tråder med celler som inneholder 1 eller flere kloroplaster som er smalt båndformet og spiraldreide og har tallrike pyrenoider. Cellene inneholder en kjerne som ligger sentralt i cellen.

FORMERING: Som hos alle i denne ordenen skjer kjønnet formering ved konjugasjon, noe som er unikt innen algene. Når algen blir fertil omdannes innholdet i noen celler seg til gameter som ikke har flageller, men som er i stand til amøboide bevegelser. To fertile algetråder som ligger ved siden av hverandre danner en forbindelseskanal mellom fertile celler i hver tråd.



konjugasjon



oogami og dannelse av hvilezygoter

Avhengig av hvilken art det er, kan befruktning skje ved at den ene gameten beveger seg over i den andre tråden og smelter sammen med gameten i den andre tråden til en zygote. I dette tilfellet kalles det oogami, og den bevegelige gameten betegnes hannlig.

Det er også eksempler på isogami, da beveger begge gametene seg over i forbindelseskanalen der sammensmeltningen skjer. Zygoten omgis etter hvert av en tykk vegg, er rik på stivelse og fett, og betegnes en hvilezygote (HYPNOZYGOTE) som kan overleve ugunstige miljøforhold.

Når forholdene blir gunstige, spirer zygoten etter en meiose, og det utvikles en ny haploid tråd. Livssyklus er altså haplontisk (zygotisk meiose).

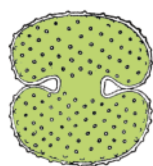
Det fins flere slekter som er lik *Spirogyra* i ytre morfologi, men som skiller seg ved kloroplastens utforming (*Zygnema, Mougeotia*). Det er også en gruppe av encellete som har liknende kloroplaster som de trådformete (for eksempel *Spirogyra* og *Spirotaenia*), og som står nær fylogenetisk. Det kan tyde på at de encellete har oppstått ved reduksjon fra flercellete former.

Desmidiacéer er encellete, men cellene er delt i to cellehalvdeler med en dyp innsnevring, og de to cellehalvdelen er forbundet gjennom et smalt parti (ISTHMUS) der cellekjernen er lokalisert. Ved celledelinger beholdes den ene cellehalvdelens vegg og den andre nydannes.

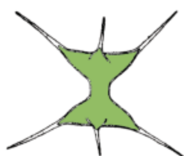
Celleveggen hos desmidiacéer er ofte ornamentert, og det kan være mange innskjæringer og utvekster som gir en fantastisk formvariasjon mellom ulike slekter og arter. Hos noen desmidiaceéer henger cellene sammen i lange kjeder (pseudofilamenter).

Formeringen skjer ved konjugasjon tilsvarende det som er beskrevet for *Spirogyra* ovenfor. Desmidiacéer forekommer som plankton i innsjøer, men også i bløte myrer og mindre vannsamlinger.

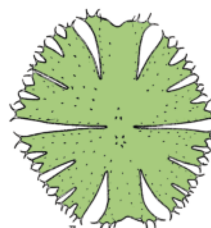
Noen eksempler:



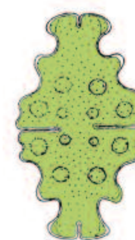
Cosmarium



Staurastrum



Micrasterias



Euastrum

Ord og uttrykk

adventivgren - en ofte kort sidegren som kommer i tillegg til det primære forgreningsmønster
agar - polysakkarid der den viktigste byggestenen er galaktose. Utgjør viktig støttesubstans i enkelte rødalger (bl.a. Gelidium og Gracilaria). Utvinnes industrielt, og brukes i næringsmiddelindustri og farmasøytisk industri (E 406).
akinet - hvilecelle, store celler med tykk cellevegg og mye opplagsnæring som fungerer som sprednings- og hvilestadium hos enkelte cyanobakterier og enkelte grønnalger
aksialcelle (sentralcelle) - en celle i den cellerekken som danner hovedstammen hos noen alger (uniaksial oppbygging)
alginat - salter av alginsyre. Alginsyre er et polysakkarid som er bygget opp av d-mannuronsyre og l-guluronsyre. Alginat er den viktigste støttesubstans i brunalger, og gir disse både styrke og fleksibilitet. Alginat utvinnes industrielt i Norge fra stortare.
amorf - “uorganisert”, ikke krystallinsk
amphiesma - flate vakuoler like under cellemembranen hos dinoflagellater; hvis det skilles ut fast materiale (cellulose) i disse har vi thekate dinoflagellater, hvis ikke er dinoflagellatene athekate, “nakne”
anteridium - organ som produserer spermatozoider
apikal - forrest, i toppen (apeks), f.eks. apikalcelle er toppcellen i en gren
areol - "maske" - "kammer" - lukket med en perforert plate - kan være tilsnørt på den andre siden og ha en større eller mindre sirkulær åpning f eks hos *Thalassiosira angulata*
athekat - uten theka (se dette)
autotrof - ernæringsmåte der organismen kan omdanne lysenergi til kjemisk energi gjennom fotosyntesen, trenger ikke organisk stoff som energikilde, egentlig **fotoautotrof** se dette
auxospore - celle som hjelper til å regenerere skallstørrelsene hos diatomeer; en diatomé-celle kaster kiselskallet og utvider seg for så å danne nye kiselskall med maksimal størrelse
axonem - del av flagellstrukturen hos eukaryoter; består av et arrangement av mikrotubili med en krets av 9 perifere dubletter og to sentrale mikrotubuli
bark - celler som danner et mer eller mindre tett overflatelag. Barkcellene er ofte mindre enn cellene under barklaget, men kan også være trådaktige (rhizoidal bark)
basal - ofte dypest inne i en klokkeformet kloroplast, i bakenden av cellen, men også ved roten av flagellene, motsatt distal, se også proximal
basis, basal - nederste del
belte (girdle, cincture) - delen av kiselesken mellom epi- og hypovalva hos diatomeer
beltebånd (pleura, pleurae) - båndene midt i utvokst belte hos diatomeer
bentos,bentisk - som er knyttet til bunnen (ikke nødvendigvis fastvokst)
biotop - levested
børste (seta) - rørformet utvekst "ut" fra valva hos kiselalger f.eks. hos *Chaetoceros*
cellevegg - fast struktur utenfor cellemembranen, ofte av cellulose, som omgir cellen
chrysolaminaran - ß 1,3 glukan, vannløslig, farges rosa med brilliantcresylblått *in vivo*
coenobium - koloni i gelé/slim
coenocytisk - celle med mange kjerner
coccoid - celle med fast ytre vegg, uten flageller
coccolith(er) - ornamenterte kalkplater som omslutter kalkflagellater
dinokaryon - cellekjerne med kromosomer som er kondensert også i kjernedelingens interfase og derved lett synlig i lysmikroskopet
cortex - bark
cystokarp - resultat av befruktningen hos rødalger, synlig som små mørke kuler og består av tallrike karposporer som er genetiske kopier av zygoten
cytokinese - celledeling
dikotom - todelt, også kalt gaffeldelt, forgreningsmåte som består i at en gren spittes opp i to likeverdige grener
diploid - med to sett kromosomer, ett fra hver forelder, betegnes 2 n
diøsisk (dioik) - med separate hann- og hunnplanter (særbu)
dorsal - som hører til ryggsiden
ejectosom, ejectisom - organell med opprullet proteinaktig bånd som kan slynges ut ved irritasjon av cellen, typisk for cryptophyceer, svelgflagellater, men finnes også i andre klasser
EM - forkortelse for elektronmikroskop, elektronmikroskopi
endofyttisk - når en organisme vokser inni en alge eller plante
endolithisk - i stein
endosymbiose - samliv mellom to organismer der den ene part lever inne i cellene til den andre, og der samlivet er til gjensidig fordel

endosymbiose-hypotesen - forklaring på kloroplastenes og mitokondrienes opprinnelse der disse organeller tenkes oppstått ved endosymbiose mellom bakterieliknende organismer og eukaryote organismer
endozoisk - i dyr
epi- - på (epifyttisk, epilitisk, epizoisk)
epifytisk, epifyttisk - festet til en plante (her alge)
epilitisk - på fjell, stein
epitheka - øvre halvdel av kiselesken - "lokket" hos diatomeer, celleveggen foran/over tverrfuren hos dinoflagellater
epizoisk, epizooisk - festet på et dyr
euglenoide bevegelser - intens formforandring hos mange euglenophyceer: en utvidelse av cellen starter ved bakenden og forflytter seg forover
eukaryot - med ekte cellekjerne, inkluderer alle levende organismer unntatt bakterier (prokaryot)
fagotrofi - opptak av partikulær næring
flagell - svingtråd, bevegelsesorganell hos flagellater og hos mange typer av sporer og gameter
flimmerflagell - flagell med (oftest) to rekker (tubulære) hår som gir flagellen evnen til å trekke cellen
forhorn - hul utvekst fra apikalområdet, smal forlengelse av epitheka
fotoautotrof - henter sin energi fra lyset, noen bakterier er **kjemoautotrofe** og henter energi fra uorganiske kjemiske forbindelser
fotosyntese - prosess hvor sukker dannes fra karbondioksid og vann ved hjelp av lys og klorofyll
fure - forsenkning i celleoverflaten, hos cryptophyceene ofte kantet med ejectosomer
fykobilisom - ultramikroskopiske korn på overflaten av thylakoidene hos cyanobakterier og rødalger
fykolog, fykologi - algeforsker, læren om alger
fylogeni - organismers utviklingshistorie og slektskap med andre organismegrupper
gamet - kjønnscelle
gametofytt - individ som produserer gameter, kan være særkjønnet(monøsisk)eller tvekjønnet (diøsisk)
genofor - ringformet DNA struktur i plastider
glatt flagell - flagell uten vedheng
girdle lamella - en lamell som ligger like under kloroplastmembranen og omslutter de andre lamellene
Golgi-kompleks (dictyosom) - organell som består av flate vakuoler; hos coccolithophyceer og prasinophyceer sete for produksjonen av organiske skjell
haploid - med ett sett kromosomer, betegnes 1 n
hapterer - forgrenet festeorgan hos alger
haptonema, haptonemata - trådformet organell som tidvis kan feste cellene til underlaget, eller brukes ved opptak av fast næring, har vanligvis 6-7 microtubuli, omgitt av to membraner innenfor den ytterste. Korte haptonemata holdes oftest stive, lange haptonemata kan vekselvis strekkes ut og kveiles opp
heterocyste - celle med nitrogenfiksering som spesialfunksjon hos cyanobakterier (blågrønnalger)
heterokont - flagellene er forskjellige; en med hår og en glatt
heterotrof - tar opp organisk stoff for å skaffe cellen energi, har ikke fotosyntese
hormogonium - korte cellerekker som løsrives og tjener til vegetativ formering hos enkelte cyanobakterier (blågrønnalger)
hvilesporer - tykkveggede overlevelsesstadier hos diatomeer, dinoflagellater og andre flagellater (f.eks. stomatocyster hos chrysophyceer).
ichthyotoxisk - giftig for fisk
immersjonsobjektiv - mikroskopobjektiv (50-100x) som er konstruert for å bruke væske (oftest olje, men vannimmersjonsobjektiver forekommer også) som optisk medium mellom dekkglasset og objektivet.
in vivo - i noe levende, f.eks. farging av levende celle
interkalær - midt i eller klart nedenfor en skuddspiss, særlig brukt om vekstsone (meristem), kfr. apikal
isogami - gametene er morfologisk like
isokont - flagellene er like (svepeflagellater, grønnalger)
isomorf - betegnelse på type av livssyklus der det inngår to faser (som regel en haploid gametofytt og en diploid sporofytt) som er like av utseende
karpogon - eggcellen hos rødalger, ofte forsynt med en forlengelse (trichogyne) som fanger opp spermatier
karposporer - sporer som utvikles etter befruktning hos rødalger, karposporene er diploide og genetiske kopier av zygoten
kjemoautotrofe - henter energi fra uorganiske kjemiske forbindelser
kloroplast - membrankledd organell i cellene der klorofyll og andre fotosyntesepigmenter er samlet
kondenserte kromosomer - kromosomene er sterkt spiralisert i en dobbel helix
konseptakkel - fordypning i tallusoverflaten som inneholder sporer eller gameter
lengdeflagell - glatt flagell med feste i øvre del av lengdefuren hos dinoflagellater

lengdefure - fure fra tverrfuren i retning antapex
litoral, littoral - knyttet til strandsonen
lorica, loricae - “hus, hylster” omkring cellen, av cellulose eller kitin impregnert med Mn, Fe eller Si
LM - forkortelse for lysmikroskop, lysmikroskopi
meiose, reduksjonsdeling - kjernedeling der en i utgangspunktet diploid kjerne gir opphav til fire haploide datterkjerner.
meristem - vekstlag, et område med delingsaktive celler
mikrotubuli - submikroskopiske, rørformede proteinstrukturer i celler og flageller
mitokondrion (mitochondrion) - organell i cellenes cytoplasma som er sete for viktige enzymatiske prosesser i cellens stoffskifte. Her produseres bl.a. energirike forbindelser som cellestoffskiftet er avhengig av. Mitokondriene inneholder sitt eget DNA, og man regner med at de er oppstått ved endosymbiose
mitose, vekstdeling - kjernedeling uten reduksjon i kromosomtallet
mixotrof - med blandet ernæring f eks både fotosyntese og fagotrofi
monøsisk (monoik) - når hanlige og hunlige gameter dannes på samme individ (sambo)
multiaksial - en tallusbygning der den sentrale del består av mange parallelle cellerekker
murein - cellevegg-substans hos bakterier (et peptidoglykan)
nematocyste - organell i celleoverflaten som slynger ut en proteintråd når cellen blir irritert
neritisk - knyttet til kysten, kystvannet
neuston - organismer knyttet til vannoverflaten
nomenklatur - navnsetting av systematiske enheter
oligotrof - næringsfattig
oogami - kjønnet formering der en liten (og oftest beveglig) hannlig gamet befrukter et meget større og ubevegelig egg
organiske skjell - submikroskopiske strukturerte skjell som finnes på celleoverflaten og flagellene hos prasinophyceer, dekker celleoverflaten hos de fleste artene i Coccolithophyceae, finnes i tillegg til coccolither. Kan ha artsspesifikk struktur
oseanisk - knyttet til åpent hav
“pallium feeding” - byttet som kan være mye større enn jegeren omsluttes av dennes cytoplasma
palmelloid, palmella-stadium - cellene lever og deler seg innenfor en gelekappe
parafyse - steril celle eller celletråd som utvikles i tilknytning til formeringsorgan
paramylon - fast ß 1,3 glucanopyrenosid som finnes omkring pyrenoiden og fritt i cytoplasmaet (paramylonkorn). Farges ikke av f.eks. jod
parenkym- ekte cellevev som oppstår ved at celler deler seg i to eller flere retninger
parietal - sidestilt
pellicula - sett av proteinbånd som går i spiral rundt cellen, like innenfor cellemembranen
pennat - diatomeer med bilateralt skallmønster
periaksialcelle (perisentralcelle) - en celle i en krans av celler som ligger rundt en aksialcelle (sentralcelle) hos alger med uniaksial oppbygning
periplast - ytterste lag som omgir cellen, hos nakne celler er det cellemembranen
phycoma, phycomata - ubevegelig stadium med én kjerne og et stort antall kloroplaster, ofte omgitt av en ornamentert "vegg" (av glykoprotein eller cellulose, Prasinophyceae)
picoplankton - planktonorganismer mindre enn 2 µm i størrelse
plankton - organismer som driver med havstrømmene
planktonhåv - konisk nett av finmasket (mølle)duk som slepes gjennom vannet for å sile fra planktonorganismer
planozygote - svømmende zygote
plastide - organeller med thylakoider omsluttet av en membran
plurilokulært sporangium - flerrommet sporangium hos brunalger
prokaryot - organisme uten membrankledte organeller som cellekjerne, kloroplaster og mitokondrier. Inkluderer alle bakterier.
prolifikasjon - utvekst, ofte fra randen av thallus. Ofte et resultat av mekanisk skade på algen, f.eks. gjennom beiting
pro parte - delvis
prosess - spesielle strukturer i diatoméskallet
psammobisk - som lever i sanden
pseudoparenkym - falsk cellevev som oppstår ved at cellerekker pakkes tett sammen
pyrenoide - del av kloroplasten som fremtrer som et lyst, rundt område, inneholder proteiner. Hos grønnalger sete for enzymer som er viktige i fotosyntesen.Hos rød- og brunalger er funksjonen lite kjent, og i disse gruppene mangler pyrenoider hos mange arter. Pyrenoiden kan være naken (Haptophyta), med paramylonskjold (Euglenophyta), eller med stivelses-kappe (Crypto-, Rhodo-, Dino-, Chlorophyta)

rafe - lengdespalte (sprekk) gjennom valva hos pennate diatomeer
randlamell, girdle lamella - en lamell som ligger like under kloroplastmembranen og omslutter de andre lamellene
reseptakel - spesialisert gren som bærer kjønnsceller i orden Fucales
retikulert - nettformet
rhizoid - (rottråd) en- eller flercellet, nedadvoksende celletråd som tjener til å feste algen
SEM - forkortelse for scanning-elektronmikroskop
sensu lato - i vid forstand
sensu stricto - i snever forstand
sifonal (siphonal) - en spesiell tallusbygning hos enkelte grønnalger der algen består av hyfeformete tråder, uten å være delt opp i celler. Hyfene kan være fri eller være pakket sammen til et pseudoparenkym
solitær - lever som enkeltindivider
sorus (flertall **sori)** - samling av formeringsceller, ofte synlig som mørke flekker
spermatie - den hannlige gamet hos rødalger, alltid uten flageller
spermatangium - celle som produserer en spermatie
spermatozoid - hanlig gamet forsynt med flageller (vanligvis 2)
spore - ukjønnet formerings- og spredningsenhet, encellet, med eller uten flageller
sporofyll - egne blader som bærer sporangier
sporofytt - individ som produserer sporer, kjønnsnøytral, diploid fase i livssyklus
stigma - øyeflekk - konsentrasjon av røde pigmenter (karotenoid) hos enkelte flagellerte celler. Har med lysoppfatning å gjøre.
stipes - stilk- eller stammeliknende del av algen
stivelse - α-1,4 glukan, vanlig reservestoff, opplagsnæring hos Chlorophyta, Cryptophyta og Dinoflagellata
stolon - trådliknende utvekst fra basis av algen som fester den til underlaget og som kan gi opphav til nye opprette skudd
sublitoralsonen (sjøsonen)- området fra laveste lavvann og til algevegetasjonens dybdegrense
supralitoralsonen - sprøytsonen, det algebevokste området som ligger ovenfor litoralsonen
svelg - hulrom i fortsettelsen av vestibulum, enkelt eller grenet (Cryptophyceae)
symbiose - samliv mellom to organismer til felles beste. Et eksempel på symbiose er lav, hvor en alge og en sopp lever sammen
taksonomi - navnsetting av systematiske enheter
takson, taksa (taxon, taxa) - navn på systematisk enhet på artsnivå eller høyere, eventuelt lavere; underart, form eller varietet
tallus (thallus) - plantelegemet hos tallofytter (som alger, sopp og lav) som ikke er differensiert i rot, stengel og blad (kormofytter)
TEM - forkortelse for transmisjons-elektronmikroskop
tetrasporangium - sporangium med fire sporer, vanligvis dannet etter en meiose. Vanlig sporetype hos rødalger
theka - kiselskallet hos diatomeer, celluloseveggen hos dinoflagellater
thylakoide - membran som inneholder eller danner feste for de fotosyntetiske pigmentene i kloroplasten
trichoblast - hårskudd, fargeløse forgrenete skudd som utvikler seg i skuddspissene hos visse rødalger, f.eks. *Polysiphonia*
trichom - betegnelse innen cyanobakterier (blågrønnalger) på flercellete, filamentøse former
tverrflagell - spesielt bygd flagell, festet i tverrfuren, bølgende (Dinophyceae)
tverrfure - fure i cellekroppen mer eller mindre på tvers av cellen (Dinophyceae)
uniaksial - en type av tallusbygning der den sentrale del består av en sentral hovedakse
unilokulært sporangium - enrommet sporangium, sporangium med mange sporer som er dannet ved at det først skjer en meiose, og deretter påfølgende mitoser. Resultatet er haploide sporer. Vanlig formeringsorgan hos brunalgesporofytter.
uniseriat (monosifon) - enradet, dvs en enkel cellerekke
valva, epi-, hypo-, - toppen/bunnen av kiselesken hos diatomeer
ventral - som hører til mavesiden, buksiden
zoospore - spore forsynt med flageller
zooxanthell - dinoflagellatsymbiont i koraller og andre marine dyr
zygote - diploid celle som er oppstått ved sammensmeltning av en hunnlig og en hannlig gamet

Referanser og litteratur

SYSTEMATIKK OG BIOLOGI

algaeBASE http://www.algaebase.org

Graham L.E., Graham J.M. & Wilcox L.W. 2009. Algae, second edition, Prentice Hall, Upper Saddle River, 616 sider + registre

South G.R. & Whittick A. 1987. Introduction to phycology, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 341 sider

van den Hoek C., Mann D.G. & Jahns H.M. 1995. Algae - An introduction to phycology, Cambridge University Press 623 sider

FLORISTIKK

Rueness J. 1977. Norsk algeflora, Universitetsforlaget Oslo 265 sider

Rueness J. 2005. Alger i farger, Almater forlag Oslo, 136 sider, 2. utg.

Throndsen J. & Eikrem W. 2001. Marine mikroalger i farger, Almater forlag Oslo, 188 sider

Throndsen J. & Eikrem W. 2010. Marine mikroorganismer i sand, Almater forlag Oslo, 185 sider

Throndsen J., Hasle G.R. & Tangen K. 2003. Norsk kystplanktonflora, Almater forlag Oslo, 341 sider

Throndsen J., Hasle G.R. & Tangen K. 2003. Phytoplankton of Norwegian Coastal Waters, Almater forlag Oslo, 341 pp, engelsk utgave

Tikkanen T. & Willén T. 1992. Växtplanktonflora, Naturvårdsverket, 280 sider

Taksonomisk indeks

Synonyme slekts- og artsnavn ikke kursivert